



annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11. N° 1

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AR 11 (1) 1-130 (1979)

AZEA11.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A., 78000 Versailles.
- J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A., 78000 Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie végétale, I. N. A., Paris Cedex 75231.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie I et Physico-Chimie des céréales et de leurs dérivés C. E. R. D. T. A., le Noyer Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F., 54280 Seichamps.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., C. N. R. Z. 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAUT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES. Tél. : 950-75-22



annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11 . N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Répartition des *Tabanidae* (Diptera) du Briançonnais (Hautes-Alpes) en fonction de facteurs topographiques ⁽¹⁾

H. L. RAYMOND

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
I.N.A., 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris Cedex 05 ⁽²⁾

Résumé

On a récolté des taons adultes à l'aide de pièges de type « Manitoba » appâtés au gaz carbonique ou au filet à main (avec ou sans appât de CO₂) pendant trois étés en quatre-vingt-quatorze stations du Briançonnais (Hautes-Alpes, France). Les résultats des captures ont été analysés afin de mettre en évidence l'influence des facteurs topographiques sur l'abondance des taons et sur les fréquences des différentes espèces. Les facteurs étudiés sont, par ordre d'influence décroissante : l'altitude (comprise entre 1 400 et 2 600 m), l'exposition, la position topographique, la pente et le versant. On observe que quand l'altitude croît de 1 800 à 2 600 m, l'abondance et la diversité du peuplement et les fréquences d'*Haematopota pluvialis*, *Tabanus bromius*, *Tabanus glaucopsis* et *Tabanus maculicornis* décroissent tandis que les fréquences d'*Hybomitra caucasica* et *Hybomitra auripila* croissent. Les fréquences de *Philipomyia aprica*, *Tabanus quatuornotatus* et *Tabanus rupium* sont maximales entre 1 600 et 2 400 m. L'abondance et la diversité sont plus faibles dans les localités exposées au nord ou au nord-ouest. Les fréquences d'*H. pluvialis*, *H. caucasica* et *T. quatuornotatus* sont plus élevées et la fréquence de *P. aprica* est moins élevée dans les localités exposées au sud-ouest ou à l'ouest. La fréquence de *T. bromius* est plus élevée dans les localités exposées au sud-est. L'influence des facteurs topographiques majeurs s'exerce probablement par l'intermédiaire des conditions climatiques.

Les recherches récentes effectuées en Briançonnais ont mis en évidence l'action des facteurs topographiques (altitude, exposition, pente, organisation du paysage) sur le climat (Baculat et coll., 1974), la végétation (Recherches sur les Ecosystèmes montagnards, 1976) et la répartition des petits Mammifères (Janeau, 1976). Ces facteurs sont remarquables par leur constance dans le temps et par leur simplicité. L'influence qualitative de l'altitude sur la répartition géographique des espèces de taons (*Tabanidae*) a été montrée dès 1945 par Bouvier. Mais les effets quantitatifs des facteurs topographiques sur la répartition locale des taons restaient mal connus. Cette note se propose d'apporter quelques éléments sur ce sujet.

1. — Méthodes

L'étude a porté sur quatre-vingt-quatorze stations réparties sur des transects et sur un itinéraire-échantillon décrits dans une note antérieure (Raymond, 1976).

⁽¹⁾ Partie d'une thèse devant être soutenue à l'Université Pierre-et-Marie-Curie.

⁽²⁾ Adresse actuelle : I.N.R.A., B. P. 93, 05106 Briançon Cedex.

Pour chaque station ont été notés les caractères topographiques définis dans le « Vade-Mecum pour le Relevé méthodique de la Végétation et du Milieu » (1969) : altitude, exposition, position topographique et pente. On a noté également le versant (adret ou ubac), caractère non entièrement réductible à l'exposition. Six classes d'altitude de 200 m (comprises entre 1 400 et 2 600 m), huit expositions (N, NE, E, SE, S, SO, O, NO), cinq positions topographiques (dépression ouverte, bas de versant, mi-versant, replat, butte ou haut de versant) et cinq classes de pente (moins de 9 p. 100, 10-19 p. 100, 20-29 p. 100, 30-39 p. 100 et plus de 40 p. 100) ont été prises en considération.

Les taons ont été capturés à l'aide de pièges de type « Manitoba » appâtés au gaz carbonique (en 1972), au filet à main en présence d'un dégagement de CO_2 (1973) et au filet à main (1975). Au cours de chaque saison les captures ont été organisées en plans factoriels afin de tenir compte de la variabilité due à la date. Le peuplement de taons a été décrit par le calcul de quatre types de paramètres : abondance (exprimée en nombre de taons pris, ou par piège et par heure, ou par relevé de 10 mn au filet en présence de CO_2 , ou par dix relevés de 5 mn au filet), variété (nombre d'espèces prises), diversité (indice de Margalef) et fréquences des espèces (en pourcentage du nombre total de taons). Le niveau de signification des différences observées a été déterminé par analyse de variance pour les abondances et par le test du chi-carré pour les fréquences des principales espèces.

2. — Résultats

Les captures de taons adultes effectuées en Briançonnais de 1972 à 1975 ont donné plus de 7 000 individus appartenant à vingt espèces dont les plus communes étaient *Philipomyia aprica* (Meig.), *Haematopota pluvialis* (L.), *Hybomitra caucasica* (End.), *Tabanus quatuornotatus* Meig., *T. bromius* L., *T. glaucopis* Meig., *Hybomitra montana* (Meig.), *H. auripila* (Meig.), *Tabanus maculicornis* Zett. et *T. rupium* Brauer.

2.1. — Effets de l'altitude

Dans l'intervalle d'altitude considéré, les stations les plus élevées sont les moins riches en taons (fig. 1). Les différences d'abondance observées en 1973 et 1975 sont hautement significatives (P inf. à 0,01). La variété et la diversité diminuent quand l'altitude augmente. *H. caucasica* et *H. auripila* sont des espèces de fréquence croissante en fonction de l'altitude (fig. 2). *H. montana*, bien représentée à toutes les altitudes, atteint sa fréquence maximale au-dessus de 2 400 m. *P. aprica*, *T. quatuornotatus* et *T. rupium* sont plus fréquents aux altitudes moyennes. *T. bromius*, *H. pluvialis* et *T. glaucopis* sont plus communs au-dessous de 2 000 m. La fréquence de *T. maculicornis* décroît en fonction de l'altitude. Les limites supérieures de la répartition des espèces peu fréquentes en Briançonnais sont 2 200 m pour *Chrysops caecutiens* (L.), *Atylotus fulvus* (Meig.) et *Tabanus cordiger* Meig., 2 000 m pour *Dasyrhamphis ater* (Rossi) et *Tabanus regularis* Jeann. et 1 800 m pour *Tabanus tergustinus* Egg. et *Tabanus briani* Leclercq. Les différences de fréquences observées pour les principales espèces sont très hautement significatives (P inf. à 0,001).

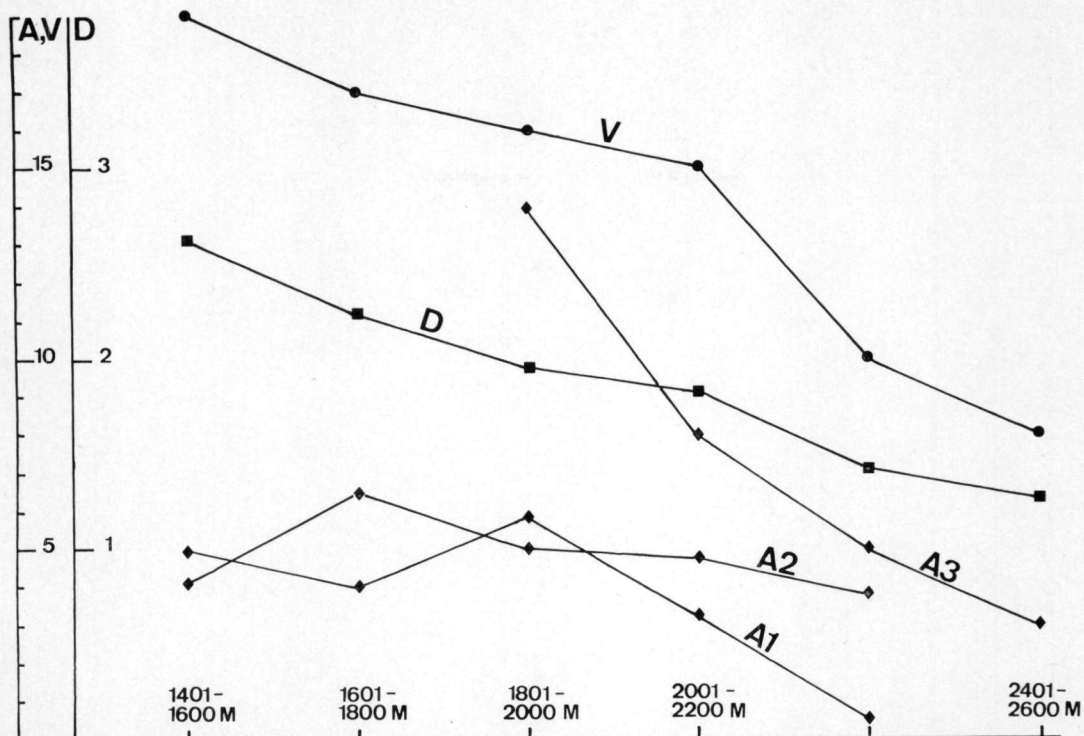


FIG. 1. — Action de l'altitude sur le peuplement de Taons. A : abondances, A1 : en 1972, en insectes par piège et par heure, A2 : en 1973, en insectes par relevé de 10 mn au filet (en présence de CO₂), A3 : en 1975, en insectes par dix relevés de 5 mn au filet (sans CO₂). D : diversité. V : variété.

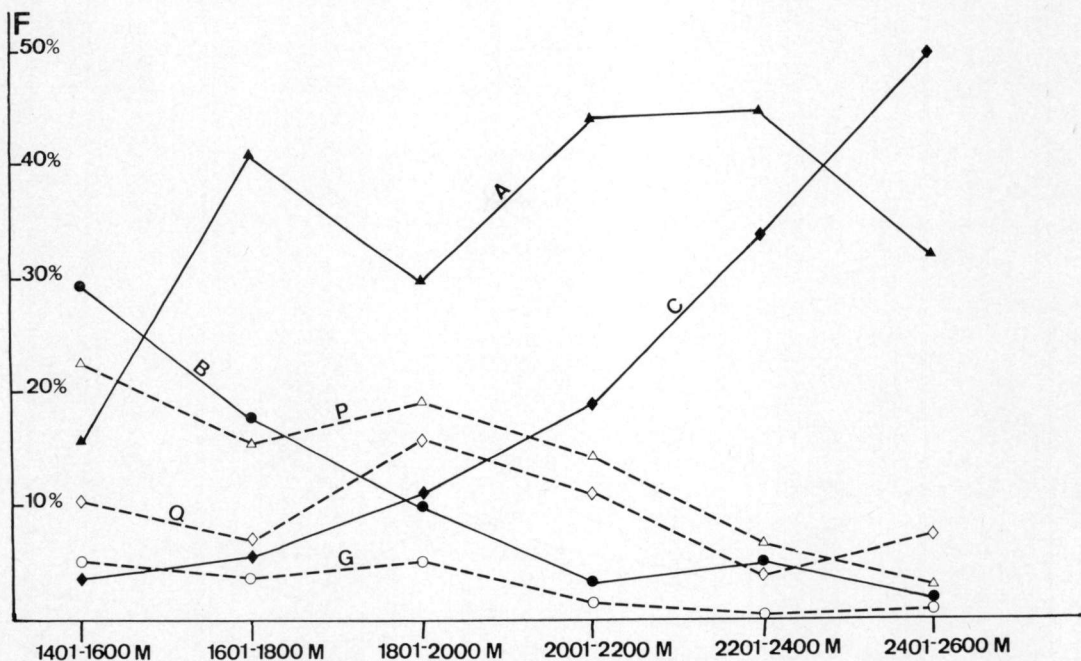
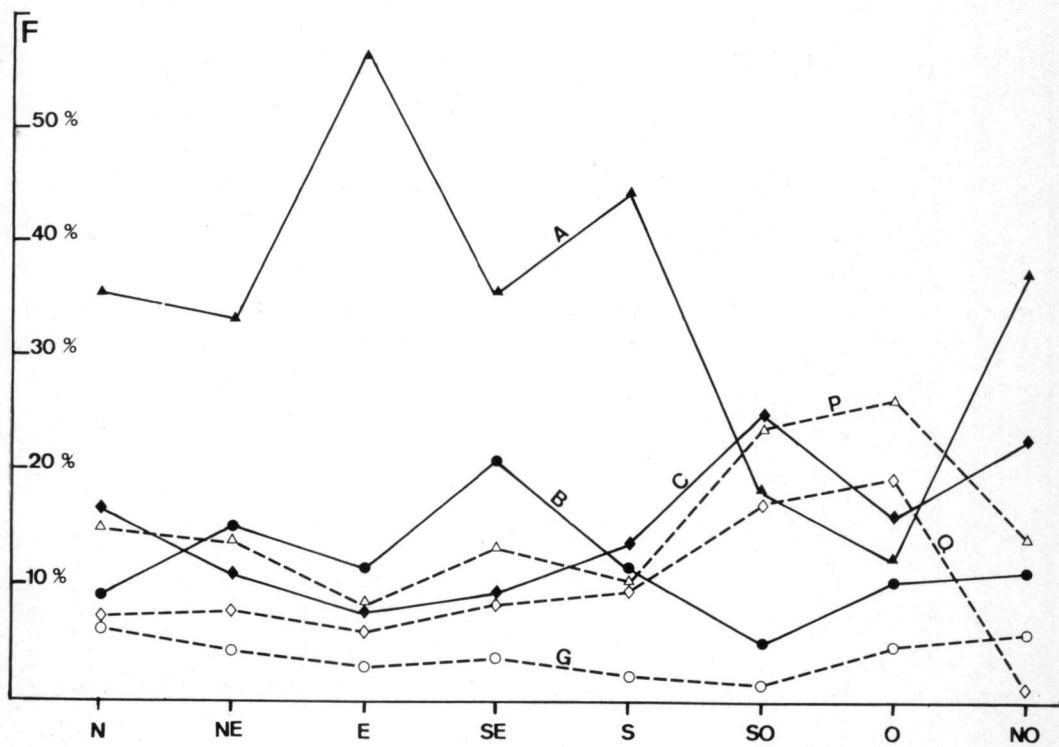
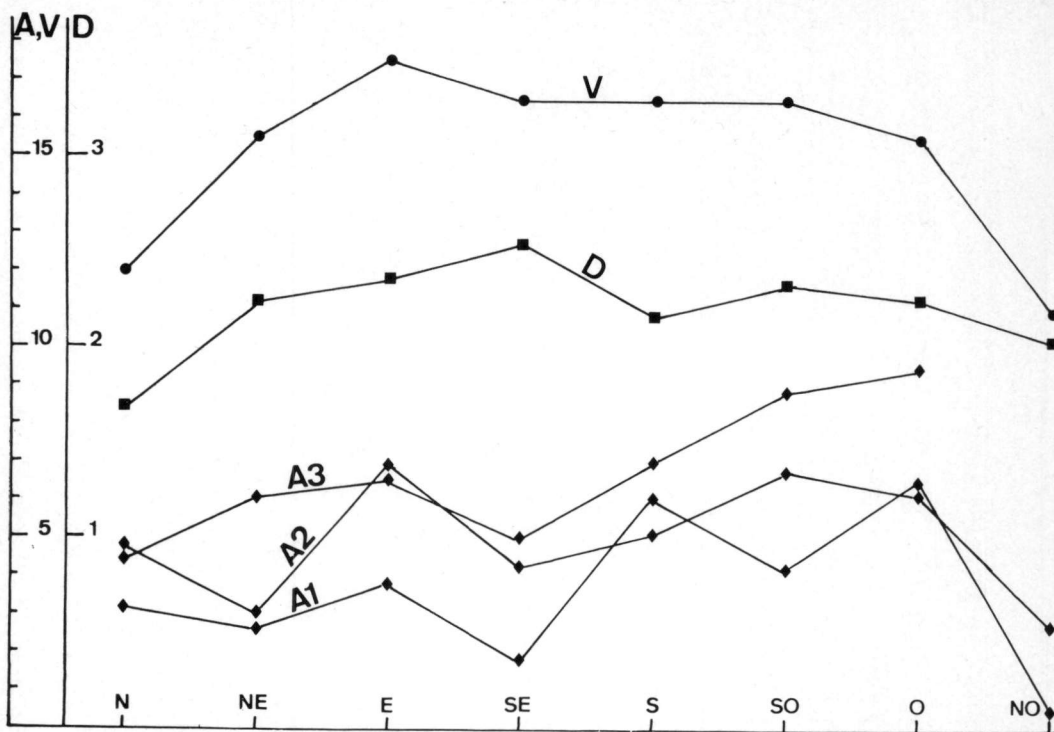


FIG. 2. — Action de l'altitude sur la composition du peuplement de Taons. F : fréquences des six principales espèces, A : *P. aprica*, P : *H. pluvialis*, C : *H. caucasica*, Q : *T. quatuornotatus*, B : *T. bromius*, G : *T. glaucopis*.



2.2. — Effets de l'exposition

Les stations exposées au nord et au nord-ouest sont les moins peuplées (fig. 3). Les différences observées en 1972 et 1973 sont significatives (P inf. à 0,05 et à 0,01 respectivement). Variété et diversité sont plus faibles pour ces stations. *P. aprica* est l'espèce dominante (fig. 4) sauf à l'ouest et au sud-ouest où *H. pluvialis*, *H. caucasica* et *T. quatuornotatus* sont plus fréquents. *T. glaucopis* est plus commun au nord et au nord-ouest. La fréquence de *T. bromius* est plus forte sur les stations exposées au sud-est. Les différences observées sont très hautement significatives.

2.3. — Effets du versant ⁽³⁾

L'abondance est plus élevée en adret qu'en ubac (tabl. 1). Variété et diversité ont des valeurs voisines. *P. aprica* et *T. glaucopis* sont plus fréquents en ubac alors qu'*H. pluvialis*, *H. caucasica* et *T. quatuornotatus* sont plus communs en adret. Les différences de fréquences observées entre adret et ubac sont très hautement significatives.

TABLEAU 1

Caractéristiques du peuplement de Taons en adret et en ubac

Versant Paramètres	Adret	Ubac
Abondance		
en 1972	4,3	3,9
en 1973	6,4	4,4
en 1975	7,2	5,7
Variété	18	20
Diversité	2,1	2,3
Fréquences		
<i>P. aprica</i>	19,9	37,4
<i>H. pluvialis</i>	21,9	14,11
<i>H. caucasica</i>	17,4	11,2
<i>T. quatuornotatus</i>	15,8	10,1
<i>T. bromius</i>	12,4	12,6
<i>T. glaucopis</i>	2,2	4,6

2.4. — Effets de la position topographique

Replats et mi-versants sont plus peuplés (fig. 5). La variété et la diversité sont plus faibles dans les stations des hauts de versant. Les différences d'abondance observées en 1973 sont hautement significatives. *H. caucasica* est plus fréquente sur les hauts de versant (fig. 6). *P. aprica* et *T. rupium* sont plus communs sur les replats et les mi-versants. Les fréquences des autres espèces varient peu en fonction de la position topographique. Les différences de fréquences sont très hautement significatives.

⁽³⁾ Nous avons écrit par erreur dans une note antérieure (Raymond, *loc. cit.*, p. 448) : « on a noté une abondance légèrement plus élevée en ubac ». Il faut lire : « moins élevée en ubac ».

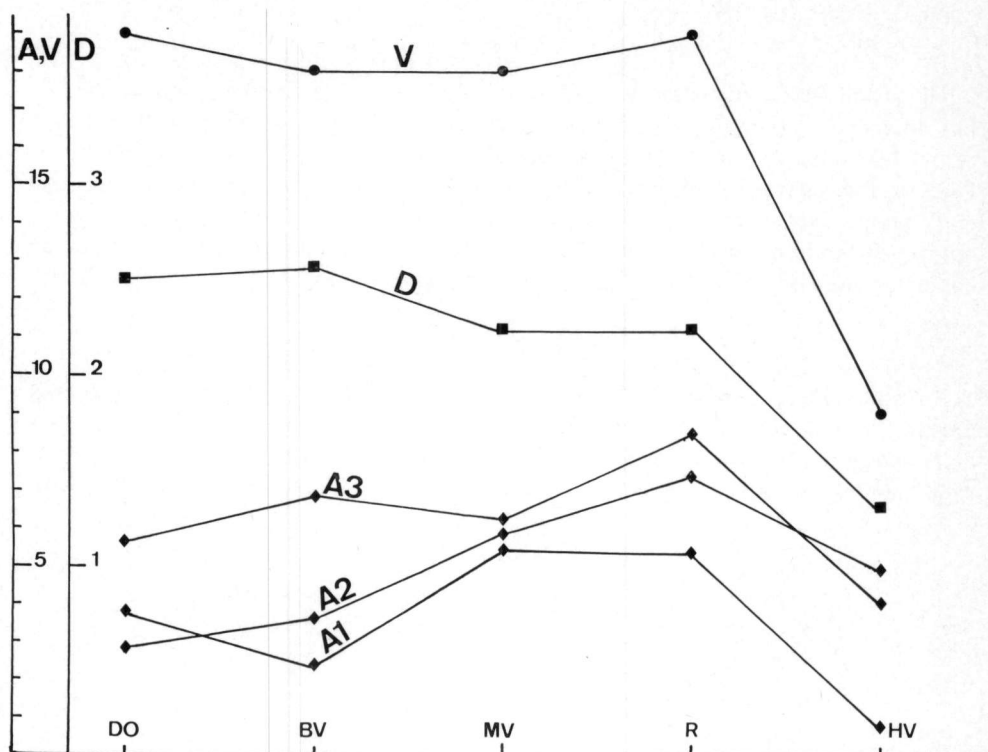


FIG. 5. — Action quantitative de la position topographique. DO : dépression ouverte, BV : bas de versant, MV : mi-versant, R : replat, HV : butte ou haut de versant. Autres abréviations : voir fig. 1.

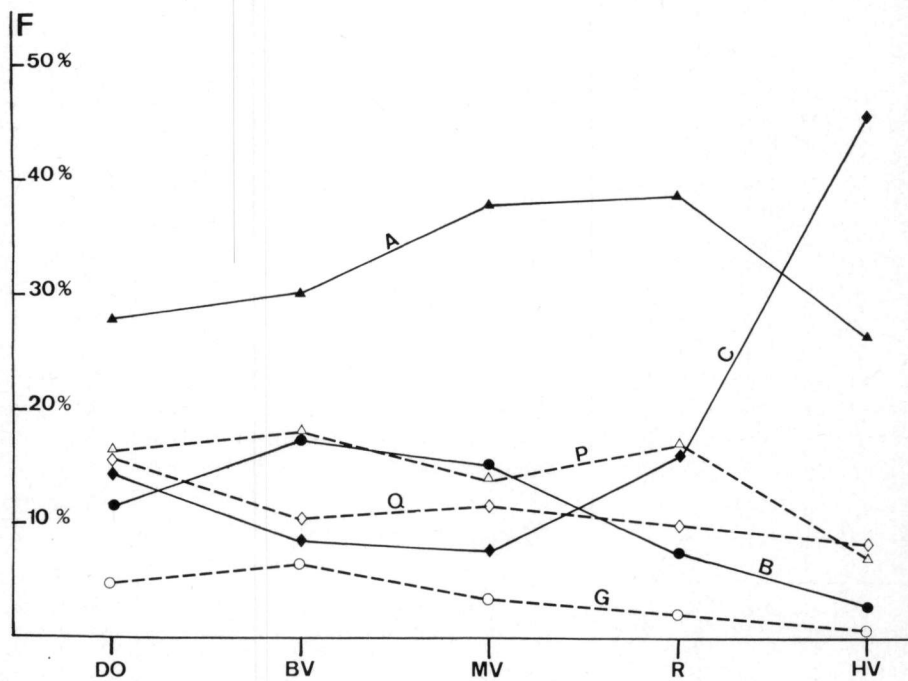


FIG. 6. — Action qualitative de la position topographique. Légendes : voir fig. 2 et 5.

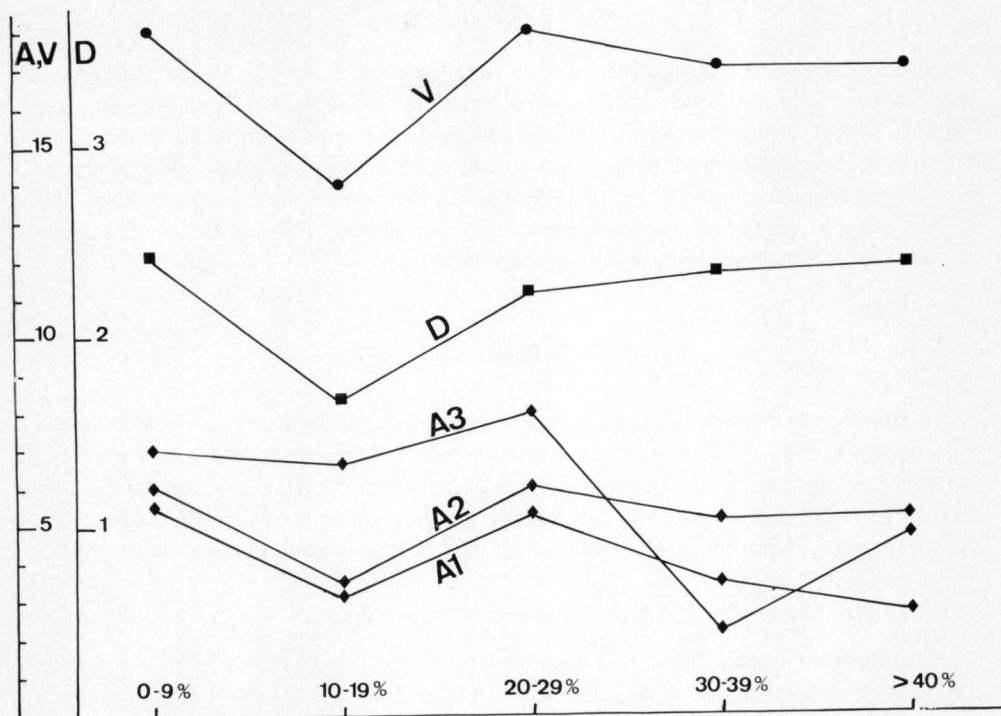


FIG. 7. — Action quantitative de la pente. Légende : voir fig. 1.

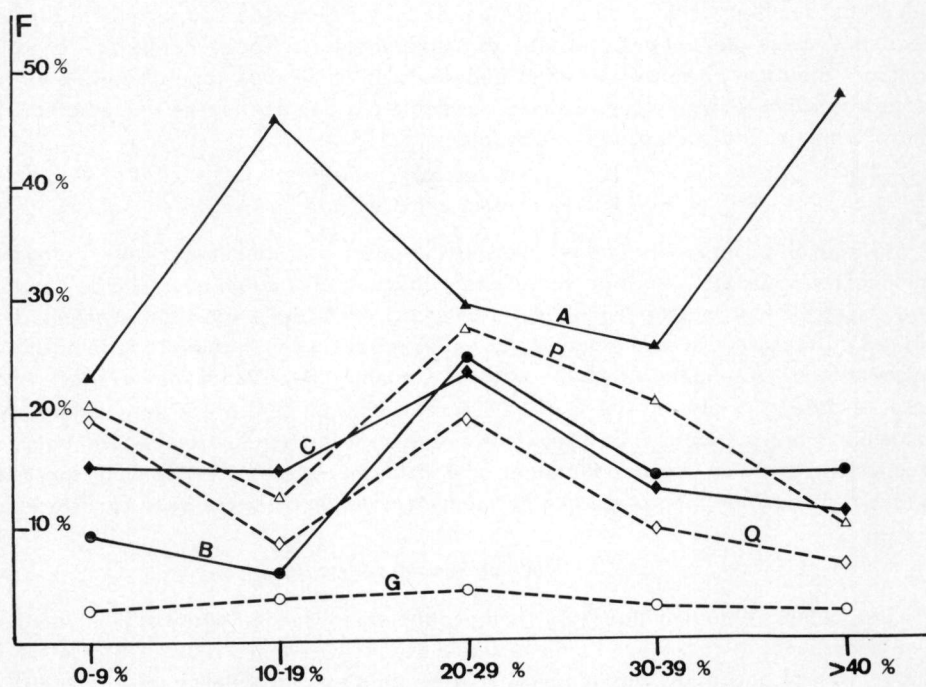


FIG. 8. — Action qualitative de la pente. Légende : voir fig. 2.

2.5. — Effets de la pente

L'abondance varie irrégulièrement en fonction de la pente (fig. 7). Les différences observées en 1973 sont cependant significatives (P inf. à 0,05). Variété et diversité sont réduites sur les stations caractérisées par des pentes comprises entre 10 et 19 p. 100. *P. aprica* est l'espèce dominante quelle que soit la pente. Mais elle est plus fréquente sur les pentes comprises entre 10 et 19 p. 100 et sur les pentes supérieures à 40 p. 100. *T. bromius* est plus fréquent sur les pentes supérieures à 20 p. 100 (fig. 8). Les différences de fréquences sont très hautement significatives.

3. — Discussion

Il convient de classer les facteurs étudiés par ordre d'importance, de déterminer si certains d'entre eux sont liés et de formuler des hypothèses sur leur mode d'action. Les effets de l'altitude, qui ont déjà fait l'objet de plusieurs contributions, seront discutés séparément. On doit aussi déterminer dans quelle mesure les faits mis en évidence dans une petite région naturelle sont généralisables à une zone plus étendue.

3.1. — Classement des facteurs

L'altitude est le plus important des facteurs étudiés par l'amplitude et le degré de signification des variations d'abondance qui lui sont liées. L'exposition a une influence moindre mais assez constante. La position topographique peut avoir une action importante, mais celle-ci s'exprime de façon irrégulière. La pente et le versant ont peu d'effet sur l'importance du peuplement de taons. L'altitude agit fortement sur les fréquences de la plupart des espèces. Les changements de fréquences dus à l'exposition sont moins importants. Les effets qualitatifs de la position topographique et du versant sont limités à quelques espèces. La pente n'a pas d'influence immédiatement interprétable sur la composition du peuplement.

3.2. — Liaisons entre facteurs

On aurait pu supposer que les effets de l'exposition et du versant étaient étroitement corrélés. Or l'influence du versant est beaucoup plus faible que celle de l'exposition. Cet effet de versant est la résultante des effets des expositions variées des stations du versant. Cet effet moyen est atténué. Les effets de l'altitude et de la position topographique sont généralement distincts. Cependant les hauts de versant et la classe d'altitude la plus élevée (2 400-2 600 m) correspondent à des peuplements de caractéristiques analogues. Ces deux caractères sont liés sur l'ensemble des stations prospectées. Un plan d'échantillonnage plus rationnel et une définition plus précise des types de position topographique permettraient de dissocier ces deux caractères.

3.3. — Mode d'action des facteurs

Les facteurs topographiques agissent probablement sur la densité et l'activité des diverses espèces de taons par l'intermédiaire des facteurs climatiques. Dans certains alpages du Briançonnais, les températures minimales journalières de juillet dimi-

nuent de 1,6 °C quand l'altitude augmente de 100 m et les amplitudes thermiques varient en fonction de la position topographique (Baculat et coll., *loc. cit.*). Les adrets sont généralement plus chauds et plus secs que les ubacs. La physionomie de la végétation, caractère dépendant de l'altitude, du versant et de la pente, agit sur les microclimats, et à travers eux, sur les peuplements de taons.

3.4. — Action de l'altitude

Bouvier (*loc. cit.*) sépare les taons de Suisse en trois groupes en fonction de leur présence ou de leur absence en plaine ou en montagne et fixe à 600 m la limite entre plaine et montagne. Leclercq (1971a, 1977), Pernot-Visentin (1972) et Auroi (1978) critiquent ou modifient cette classification sans en changer les bases. Shevchenko (1961) décrit la distribution verticale des taons à l'aide des étages de végétation et de classes de fréquences des espèces. Par contre, dans ce travail, les effets de la variation d'altitude sont mesurés par des paramètres quantitatifs (abondance du peuplement et fréquences des espèces) calculés pour des classes d'altitude définies objectivement. L'intervalle d'altitude étudié est relativement restreint puisqu'il est inclus dans la catégorie définie comme montagne par Pernot-Visentin (*loc. cit.*).

Cependant la classification des espèces de Taons obtenue dans ce travail concorde généralement avec celle proposée par Pernot-Visentin (*loc. cit.*). Les espèces de fréquence décroissante entre 1 400 et 2 600 m (*H. pluvialis*, *T. bromius*, *T. glaucopsis*, *T. maculicornis*) se rattachent aux groupes d'espèces se rencontrant en plaine et en montagne. *H. caucasica* et *H. auripila*, espèces de fréquence croissante, appartiennent au groupe d'espèces se rencontrant exclusivement en montagne. *H. montana*, bien représentée à toutes les altitudes et plus fréquente à haute altitude, est classée parmi les espèces se rencontrant en plaine mais plus fréquentes en montagne quand la latitude diminue. Mais *T. quatuornotatus*, placé dans le même groupe qu'*H. caucasica*, se raréfie au-dessus de 2 000 m.

3.5. — Domaine de validité des observations

Les effets de l'altitude sur la composition des peuplements de taons constatés par Bouvier (*loc. cit.*) en Suisse, par Leclercq (*loc. cit.*, 1970, 1971b, 1972, 1973) dans les Alpes de Haute-Provence, la province de Huesca, les Pyrénées, les Montes Universales et les Alpes-Maritimes et par Pernot-Visentin (*loc. cit.*) dans le Jura ont été pour leur plus grande partie confirmés au cours d'études faunistiques menées dans plusieurs massifs montagneux (Puy de Dôme, Cévennes, Andorre, Pyrénées-Orientales, Alpes de Haute-Provence) et dans la partie occidentale des Hautes-Alpes (Raymond, *loc. cit.*). Ces effets ont été précisés au cours de ce travail. Ils peuvent être considérés comme relativement constants dans les régions montagneuses du sud-ouest de l'Europe.

La diminution d'abondance observée à haute altitude dans les peuplements de taons a été notée pour d'autres groupes d'animaux : la densité des Micromammifères des milieux arides de l'étage alpin du Briançonnais diminue au-dessus de 2 300 m (Janeau, *loc. cit.*). Cet effet est probablement assez général à l'étage alpin dans les montagnes du sud-ouest de l'Europe. La pauvreté relative des stations exposées au nord et au nord-ouest est peut-être une conséquence de conditions thermiques défavorables. En Briançonnais, Janeau (*loc. cit.*) a montré que le mulot *Apodemus sylvaticus*

(L.) n'était présent qu'à l'adret en raison de ses exigences thermiques. L'action de l'exposition sur les populations animales paraît donc assez générale en montagne. Mais il est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances sur l'écologie des taons, d'expliquer la répartition particulière de chacune des espèces en fonction du versant. La plus grande fréquence de *T. glaucopsis* en ubac est peut-être due au caractère hygrophile de cette espèce, mis en évidence par Pernot-Visentin (1973). Au contraire, *H. pluvialis*, espèce hygrophobe d'après Trojan (1958), est plus fréquente en adret. Les effets de la position topographique ne sont pas assez constants pour qu'on puisse envisager leur généralisation.

4. — Conclusion

Jusqu'à présent seule était admise l'influence qualitative de l'altitude sur la répartition zoogéographique des espèces de taons. Des méthodes adéquates ont permis de montrer que l'altitude, et à un degré moindre l'exposition, agissaient sur l'importance et la composition des peuplements de taons des régions montagneuses. L'action de ces facteurs topographiques s'exerce sur divers groupes d'animaux par l'intermédiaire des conditions climatiques. Les effets de l'altitude se manifestent de la même manière dans plusieurs massifs du sud-ouest de l'Europe. Mais on manque encore de données comparatives sur les effets de l'exposition et des autres facteurs topographiques.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Summary

Distribution of the Tabanidae (Diptera) of the Briançon area (upper Alps) as related to the topographic factors.

Adult horse-flies were collected in « Manitoba » traps lured with carbonic gas or with a hand-net (with or without CO₂ bait) during three summers in 94 stations of the Briançon area (upper Alps, France). The results of the captures have been analysed in order to reveal the influence of the topographic factors on the horse-flies abundance and on the frequencies of the different species. The studied factors are in order of decreasing influence : the altitude (included between 1400 and 2600 m), the exposure, the topographic situation, the slope and the versant. It was observed that when the altitude increases from 1800 to 2600 m, the abundance and variety of the settlement and the frequencies of *Haematopota pluvialis*, *Tabanus bromius*, *Tabanus glaucopsis* and *Tabanus maculicornis* decrease whereas the frequencies of *Hybomitra caucasica* and *Hybomitra auripila* increase. The frequencies of *Philipomyia aprica*, *Tabanus quatuornotatus* and *Tabanus rupium* are maximal between 1600 and 2400 m. The abundance and variety are the lowest in the places exposed to the North or North-West. The frequencies of *H. pluvialis*, *H. caucasica* and *T. quatuornotatus* are higher and the frequency of *P. aprica* lower in the places exposed to the South-west or to the West. The frequency of *T. bromius* is higher in the places exposed to the South-east. The influence of the main topographic factors probably acts through the climatic conditions.

Références bibliographiques

- Recherches sur les Ecosystèmes montagnards, 1976. I.N.E.R.M., étude n° 98, Grenoble, 405 p.
 Vade-Mecum pour le Relevé méthodique de la Végétation et du Milieu, 1969. C.N.R.S., Paris, 169 p.
 AUROI C., 1978. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de capture. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **101**, 27-44.

- BACULAT B., SAMIE C., VERBRUGGHE M., 1974. Caractérisation climatique des zones de pâture aux Combes et au Chauvet (Briançonnais). S.T.E.F.C.E., Avignon, 27 p.
- BOUVIER G., 1945. Les Tabanides de la Suisse. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **19**, 409-466.
- JANEAU G., 1976. Contribution à l'étude du peuplement micromammalien de l'étage alpin dans la région de Briançon. Thèse univ., Paris (P. et M. Curie), 157 p.
- LECLERCQ M., 1970. *Tabanidae* (Diptera) des Pyrénées (étude préliminaire). *Pirineos*, **95**, 75-90.
- LECLERCQ M., 1971a. *Tabanidae* (Diptera) des Basses-Alpes. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, **6**, 424-431.
- LECLERCQ M., 1971b. *Tabanidae* (Diptera) des Pyrénées (Huesca, Lérída, Andorra). *Pirineos*, **102**, 27-33.
- LECLERCQ M., 1973. *Tabanidae* (Diptera) d'Espagne (récoltes dans les Montes-Universales). *Pirineos*, **103**, 27-32.
- LECLERCQ M., 1973. *Tabanidae* (Diptera) des Alpes-Maritimes. *Pirineos*, **109**, 63-72.
- LECLERCQ M., 1977. Répartition en altitude des *Tabanidae* (Diptera) dans la province de Huesca (Pyrénées centrales espagnoles). *P. Cent. pir. Biol. exp.*, **8**, 67-98.
- PERNOT-VISENTIN O., 1972. Les *Tabanidae* (Diptera) du Haut-Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phénologiques. Thèse spéc., Besançon.
- PERNOT-VISENTIN O., 1973. Essai de caractérisation d'ensembles zoophytosociologiques par l'analyse factorielle des correspondances. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)*, **276**, 2073-2076.
- RAYMOND H. L., 1976. Les taons (Diptera, *Tabanidae*) du département des Hautes-Alpes. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, **8**, 443-456.
- SHEVCHENKO V. V., 1961. Les taons du Kazakhstan (en russe). A. N. Kaz. S.S.R., Alma-Ata, 328 p.
- TROJAN P., 1958. The ecological niches of certain species of horse flies (Diptera, *Tabanidae*) in the Kampinos forest near Warsaw. *Ekol. polska*, **6**, 53-129.
-

Développement d'*Opius concolor* (Hym. : Braconidae) pendant la phase hypogée de *Dacus oleae* (Dipt. : Trypetidae)

M. CANARD *, C. LIAROPOULOS ** et Y. LAUDÉHO *

* Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31077 Toulouse, France

** Joint Programme Greece/UNDP-FAO : « Olive control »,
1, rue S.-Vénizélou, Likovrissi, Athènes, Grèce

Résumé

En automne, les larves de *Dacus oleae* Gmel parasitées par *Opius concolor* Szepl. migrent et se nymphosent dans le sol. Le parasite termine normalement son développement dans de telles conditions ; il ne présente pas de diapause durant cette phase et l'adulte est susceptible d'éclore pendant les mois de décembre et de janvier. Le taux de parasitisme des pupes enfouies dans le sol va en augmentant au cours de l'automne ; il est beaucoup plus élevé que celui que l'on observe au même moment sur les pupes contenues dans les fruits. La présence d'*O. concolor* dans les pupes enterrées est un facteur de limitation de la population hypogée de *D. oleae*.

Divers endoparasites du genre *Opius* (*sensu lato*) ont été étudiés en raison de leur possible utilisation dans la lutte biologique contre les Mouches des fruits. Ils s'attaquent aux œufs ou aux larves de ces Trypétides mais terminent leur évolution de manière différée dans la pupa de leur victime ; une partie du développement a donc lieu le plus souvent dans le sol dans lequel ces mouches se nymphosent après avoir quitté le fruit où s'effectue le développement larvaire (Hagen, 1964). La Mouche de l'olive *Dacus oleae* Gmel., quant à elle, vit pendant l'été en effectuant plusieurs générations dont l'ensemble des stades préimaginaux, y compris les pupes, sont présents dans les fruits ; elle se nymphose donc dans les galeries creusées par les larves. Par contre, durant la génération d'automne, les larves âgées quittent massivement les olives pour des raisons encore mal élucidées et elles forment alors leurs pupes dans la couche superficielle du sol où elles restent de quelques semaines à quelques mois avant l'éclosion des adultes.

Le seul parasite endophage naturel connu de *D. oleae* dans le Bassin méditerranéen est *Opius concolor* Szepl. Il est probablement originaire de cette zone et son aire de répartition spontanée se superpose à la partie la plus méridionale de celle de son hôte : elle couvre le nord de l'Afrique jusqu'au Moyen-Orient ainsi que les îles les plus chaudes de la Méditerranée (Delucchi, 1977). Ce Braconide est biologiquement bien adapté à *D. oleae*, tant au laboratoire (Biliotti, 1961) que dans les régions de présence naturelle abondante comme la Tunisie (Féron, 1954) où il fut découvert Marchal, 1910).

Bien que très étudié comme agent d'intervention biologique grâce à ses possibilités d'élevages de masse, *O. concolor* est peu connu quant à son développement dans la nature. Ainsi les conditions de son hibernation ne sont pas totalement éclaircies. En Tunisie, il a été obtenu en abondance à partir de pupes de *D. oleae* provenant d'olives stockées en huilerie (Marchal, 1911) et il a aussi été observé en développement ralenti mais continu dans les pupes qui sont normalement présentes en petit nombre dans les fruits jusqu'au mois de mars (Féron, 1954). Dans les pays où il a été introduit, il semble pouvoir parfois se maintenir faiblement dans les larves et les pupes qui existent dans les fruits non récoltés ; ceci a été constaté, par exemple, après les essais d'acclimatation qui ont été tentés dans une île du Dodécanèse en Grèce (Stavraki, 1967 ; Monastero, 1968). De plus, il est fait mention de la possibilité pour *O. concolor* de vivre dans les pupes enterrées de *D. oleae* (Monaco, 1970), suivant donc son hôte lors de la migration automnale typique de ce Trypétide. Le travail dont les résultats sont présentés ici a pour objet de vérifier ce point de la biologie de ce parasite dans les conditions d'un lâcher expérimental ayant été effectué en Grèce.

Matériel et méthodes

Un lâcher d'*O. concolor* a été fait dans l'île d'Aguistri (Golfe Saronique) entre le 29 juillet et le 20 octobre 1976 sous forme de pupes de *Ceratitis capitata* Wied. contenant le parasite prêt à éclore ; on dispose dans le verger un distributeur pour environ vingt arbres qui laisse s'envoler en moyenne quatre-vingt-quatorze *Opius* adultes par arbre. Le milieu choisi pour cette opération, déjà décrit par ailleurs (Canard et Laudého, 1977), comprend environ trois mille oliviers de taille moyenne appartenant à une variété du groupe « Mégaritiki ». Aucune intervention phytosanitaire par voie chimique n'est réalisée dans toute l'île.

Outre des prélèvements réalisés dans les fruits, destinés à juger de l'efficacité du parasite, on a effectué des contrôles au niveau du sol. L'estimation de cette population hypogée de *D. oleae* découle de l'étude d'échantillons de sol prélevés à l'aplomb de la partie externe de la couronne des oliviers examinés. Chaque échantillon est de forme carrée, de 25 cm de côté et de 10 cm de profondeur. On exécute à chaque date de récolte huit prélèvements de ce type, pris à raison de deux pour chacune des orientations cardinales et répétés sous trois arbres choisis au hasard dans un groupe de dix oliviers représentatifs de l'ensemble de l'olivieraie du biotope.

Chaque échantillon est trié manuellement après un lavage différentiel sous courant d'eau suivant une technique déjà utilisée (Laudého et al., 1975). Les pupes et les enveloppes pupales ainsi récupérées sont réparties en deux lots. L'un d'eux est disséqué pour évaluer le taux de parasitisme et apprécier le stade évolutif atteint par *O. concolor*. L'autre est mis en éclosoir dans des conditions thermiques aussi voisines que possible de celles qui règnent dans la nature, c'est-à-dire sous un abri extérieur protégé de l'ensoleillement direct et de la pluie.

Résultats et discussion

Les résultats globaux des prélèvements figurent dans le tableau 1. On voit qu'en 1976 l'ensemble de la population automnale de *D. oleae* est d'importance moyenne.

TABLEAU 1

Importance numérique de la population hypogée de *D. oleae* récoltée au cours de l'automne 1976 à Aguistri et parasitisme dû à *O. concolor* (n. c. : non contrôlé)

Date de prélèvement	Nombre de pupes /m ²	Nombre d'enveloppes pupales/m ²	p. 100 de pupes parasitées	Etat d' <i>O. concolor</i> récolté (p. 100)		
				Adultes prêts à éclore	Adultes immobiles et nymphes	Larves
10. XI. 76	208	33	12,5	n. c.	n. c.	n. c.
24. XI. 76	72	49	67,4	17,8	72,6	9,6
8. XII. 76	32	134	75,0	36,1	63,9	0

Cette relative rareté est due principalement au fait que le nombre d'olives est réduit cette année-là en raison de l'alternance bisannuelle de la production qui est un phénomène particulièrement marqué dans ce type de biotope soumis à un mode de culture traditionnelle.

On constate que les pupes de *D. oleae* trouvées dans le sol hébergent un nombre non négligeable de parasites qui se sont tous révélés être des *O. concolor*. On a ainsi vingt-six parasites potentiels par m² au début du mois de novembre, chiffre qui atteint près de cinquante à la fin de ce même mois. Début décembre, leur nombre absolu diminue, bien que le pourcentage de pupes parasitées ait augmenté. Par la suite, il devient difficile de juger de la quantité exacte d'*O. concolor* qui se sont réellement développés et qui ont éventuellement éclos. En effet, on ne peut pas identifier avec suffisamment de sécurité les adultes qui se sont envolés au seul vu des enveloppes pupales retrouvées ; ces dernières sont certes nombreuses mais la disparition de certaines d'entre elles ajoutée à la dégradation que commencent à subir celles qui restent, entraîne une trop grande imprécision dans l'estimation. De plus, à Aguistri, la phase souterraine de *D. oleae* est d'ailleurs près de s'achever car elle est de courte durée dans ce biotope insulaire, l'ensemble des mouches étant écloses le plus souvent avant la mi-janvier.

Les dissections font apparaître que le 24 novembre, il existe des larves d'*O. concolor* dont la population est donc encore en cours de développement. Par contre, lors du dernier prélèvement, on ne trouve que des adultes et des nymphes âgées du parasite. Ceci montre que les femelles d'*O. concolor* ont fortement réduit ou même totalement arrêté leur ponte cette année-là dès le début du mois de novembre. La raison principale semble être la raréfaction des larves de l'hôte qui ne subsistent et n'évoluent après la récolte que dans les rares olives résiduelles ou dans les fruits tombés depuis peu sur le sol (Laudého *et al.*, 1978). De plus, la diminution de la température agit aussi dans le même sens, limitant l'activité générale de l'insecte dont le zéro de développement se situe vers 15 °C (Arambourg, 1964 ; Genduso, 1970).

L'examen de la distribution spatiale des pupes parasitées (tabl. 2) fait ressortir un plus fort taux de parasitisme sur les larves de *D. oleae* situées dans la partie de l'arbre orientée à l'est et un délaissement relatif à l'égard de celles qui sont situées du côté nord. Toutefois, en raison de la prédominance du nombre de larves migrantes et d'un meilleur taux de réussite de la pupaison que l'on enregistre dans la partie

TABLEAU 2

Distribution selon les directions cardinales des pupes de *D. oleae* récoltées dans le sol à Agistri pendant l'automne 1976 et des *O. concolor* les parasitant

Orientation	Nord	Est	Sud	Ouest
Pupes récoltées (p. 100)	22,0	18,5	34,8	24,6
<i>O. concolor</i> récoltés (p. 100) . . .	10,5	31,4	39,3	18,8
Taux de parasitisme (p. 100) .	44,4	81,8	68,2	68,7

sud de l'arbre (Liaropoulos, 1978), les *Opius* sont en définitive plus nombreux dans le sol de ce secteur.

Enfin, on a pu constater lors des manipulations qu'une bonne proportion d'adultes d'*O. concolor* contenus dans les pupes de leur hôte est prête à éclore. En effet, les seuls chocs mécaniques dus au prélèvement et au transport constituent un stimulus suffisant pour déclencher leur sortie immédiate ou dans les quelques heures qui suivent la prise d'échantillon. Par la suite, les lots de pupes entreposées à l'extérieur n'ont donné naissance qu'à quelques rares individus, tous sortis durant la première quinzaine du mois de janvier, c'est-à-dire en nombre bien inférieur à ce que laissait prévoir la dissection des pupes après récolte. La température assez basse qui a sévi pendant cet hiver-là jointe à l'irrégularité des conditions d'humidité relative dont on sait qu'elles sont déterminantes pour la survie de ce Braconide en élevage (Delanoue et Pralavorio, 1977), suffisent sans doute à expliquer la mort plus ou moins différée de la population d'*Opius* récoltés.

Conclusion

On voit donc que la bonne adaptation d'*O. concolor* à *D. oleae* se manifeste sans ambiguïté lors de la sortie hors des fruits des larves de cette dernière espèce. Ces larves âgées parasitées ou sur le point de l'être migrent et s'empupent normalement. Par la suite, le parasite trouve dans les pupes enterrées des conditions favorables à son développement préimaginal qui s'achève sans difficulté en début d'automne mais n'aboutit que rarement à l'éclosion pour les individus évoluant tardivement. C'est aussi le cas dans le sud de l'Italie où l'on observe de nombreuses malformations des nymphes et une importante mortalité après le mois de janvier (Monaco, 1970). Par ailleurs, nous n'avons constaté au cours des observations réalisées durant cette phase du cycle du parasite aucun arrêt de développement autre qu'une éventuelle quiescence thermique ; en ceci, *O. concolor* ne présente pas cette tendance à la diapause connue depuis fort longtemps chez des *Opius* tels que *O. tryoni* Cam. et *O. fullawayi* Silv. cependant liés à des Trypétides multivoltines (Clausen, 1962).

Aussi, la sortie du Braconide adulte est-elle très précoce : elle a lieu au début de l'hiver et au plus tard dans le courant du mois de janvier. Elle est donc pratiquement synchrone de celle des *Dacus* adultes. De ce fait, la phase souterraine cyclique du parasite n'améliore en rien les conditions de sa survie jusqu'à la génération suivante de son hôte. Il n'est alors pas étonnant de le retrouver se développant spontanément

dans la nature sur les générations printanières exceptionnelles de la Mouche, ce qui fut d'ailleurs le cas lors de sa découverte qui eut lieu à partir d'olives résiduelles récoltées au mois d'avril (Marchal, 1910). En dehors de cette possibilité particulière de survie cet endoparasite semble contraint à disparaître car sa longévité à l'état adulte généralement admise qui est d'environ 40 jours (Monastero, 1960) ne lui permettrait pas, sauf cas de diapause imaginale qui n'a pas encore à ce jour été clairement caractérisée, d'attendre l'apparition de nouvelles olives réceptives porteuses de larves âgées du ravageur, c'est-à-dire le mois de juillet.

O. concolor a toujours été considéré jusqu'à présent comme peu efficace en fin de saison automnale. En fait, pour des raisons de facilité, les estimations ont alors été uniquement faites à l'aide des pupes récoltées dans les fruits. Nous avons nous-mêmes constaté qu'à partir du mois de novembre, le taux de parasitisme est bas, ne dépassant pas 3 à 4 p. 100 ; mais il convient de souligner que l'essentiel des pupes se forme alors dans le sol. Or, c'est cette population hypogée éclosant principalement en hiver qui doit constituer l'inoculum infectant de l'année suivante. Quand on sait que sans l'intervention d'*Opius*, le nombre de rescapés est déjà extrêmement faible (Liaropoulos *et al.*, 1978), l'adjonction de ce facteur de destruction au taux mis en évidence au cours de cette expérimentation, constitue un élément substantiel dans la limitation des possibilités de survie de la Mouche de l'olive.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Projet UNDP/FAO GRE-69/525 : « Recherches sur les ravageurs et maladies de l'olivier en Grèce continentale, Crète et Corfou ». Nous tenons à remercier particulièrement M. G. Manikas et l'équipe de travail de l'Insectarium de Likovrissi (Athènes) pour la production des *O. concolor* et leur participation aux lâchers ayant donné lieu ultérieurement à ces observations.

Summary

Development of Opius concolor (Hym. : Braconidae)
during the hypogeal phase of *Dacus oleae* (Dipt. : Trypetidae)

The Olive fruit fly : *Dacus oleae* Gmel., normally migrated and pupated in the soil after it had been parasitized by *Opius concolor* Szepl. The parasite developed indicating its fitness to the hypogeal phase of the host. When *O. concolor* was released in an experiment in Greece to investigate seasonal colonization, 12.5 p. 100 of the host fly pupae collected from the soil by 10 November had been parasitized and 75 p. 100 of them by 8 December. There was no diapause at this stage and the parasite emerged as adults in December-January. In a study of soil under the crown of the olive trees, the frequency of the parasite in the various sectors was east 82 p. 100 ; south and west, 68 p. 100 ; north, 44 p. 100. The parasite is thus a valuable factor regulating the fruit fly population during the underground part of its life cycle.

Références bibliographiques

- ARAMBOURG Y., 1964. Caractéristiques du peuplement entomologique de l'olivier dans le Sahel de Sfax. Thèse Univ., Paris, **1100**, 137 p.
BILIOTTI E., 1961. Les problèmes de systématique dans les recherches écologiques sur les insectes entomophages. *Entomophaga*, **6**, 117-123.

- CANARD M., LAUDÉHO Y., 1977. Les Névroptères capturés au piège de McPhail dans les oliviers en Grèce. 1. L'île d'Aguistri. *Biologia Gallo-hellenica*, **7**, 65-75.
- CLAUSEN C. P., 1962. *Entomophagous insects*, Hafner, New York, 688 p.
- DELANOUE P., PRALAVORIO R., 1977. Besoins en eau comparés de *Ceratitis capitata* Wied. (Dipt., Trypetidae) et de son parasite interne *Opius concolor* Szepi. (Hym., Braconidae) durant la phase pupale de l'hôte. *Rev. Zool. agric. Pathol. végét.*, **76**, 1-6.
- DELUCCHI V., 1977. La lutte biologique contre les ravageurs de l'olivier. In : *Manuel d'oléiculture*, FAO, Rome, 207-227.
- FÉRON M., 1954. Le développement de la pullulation de la Mouche de l'olive *Dacus oleae* Gmel. et de son parasite *Opius concolor* Szepi. en Tunisie (Mission de prospection, octobre-décembre 1953). *Rev. Pathol. végét. Entomol. agric. Fr.*, **33**, 3-30.
- GENDUSO P., 1970. Influenza della temperatura sulla durata e sulla resistenza degli stadi preimaginali dell' *Opius c. sculus* Mon. *Boll. Ist. Entomol. agr. Palermo*, **8**, 1-9.
- HAGEN K. S., 1964. Developmental stages of parasites. In : De Bach P., *Biological control of insect pests and weeds*, Chapman and Hall, London, 168-246.
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., CANARD M., 1978. Etude pendant la période automnale du rythme de sortie hors des fruits des larves du dernier âge de la Mouche de l'olive *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 37-50.
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., 1975. Etude du stade pupal de *Dacus oleae* Gmel. au niveau du sol. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 265-268.
- LIAROPOULOS C., 1978. Etude de la phase hypogée de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae) en vue d'une éventuelle intervention hivernale visant à réduire la population du ravageur dans les oliveraies de la Grèce. *Thèse Doc. Ing.*, Toulouse, **617**, 170 p.
- LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., CANARD M., LAUDÉHO Y., 1978. Etude de la phase hypogée de la population de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae). 2. — Distribution et évolution hivernale des pupes dans le sol. *Rev. Zool. agr. Pathol. végét.* (sous presse).
- MARCHAL P., 1910. Sur un Braconide (Hym.) nouveau, parasite de *Dacus oleae*. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **13**, 243-244.
- MARCHAL P., 1911. Les parasites de la Mouche des olives en Tunisie. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **152**, 215-218.
- MONACO R., NUZZACI G., 1970. Osservazioni sulla possibilità di svernamento in Puglia dell'*O. concolor* Szepi. (Hym., Braconidae). *Entomologica*, **6**, 181-194.
- MONASTERO S., 1960. Una eccezionale cattura di *Opius sculus* Mon. nell' annata agraria 1958. *Boll. Ist. Entomol. agr. Palermo*, **3**, 253-260.
- MONASTERO S., 1968. Nota sui lanci di *Opius concolor* Szepi. fatti nell' isola di Chalki (Grecia) nel 1965. *Ist. Entomol. agr. Univ. Palermo*, **60**, 143-146.
- STAVRAKI-PAVLOPOULOU H., 1967. Essais préliminaires de lâchers d'*Opius concolor* Szepi. (Hym., Braconidae) parasite de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae) dans l'île de Chalki 1965. *Ann. Inst. phytopathol. Bénaki, N. S.*, **8**, 23-31.

Etude de la phase hypogée de la population de *Dacus oleae* Gmel. (Diptera, Trypetidae).

1. — Chute, répartition et devenir des larves migrantes

Y. LAUDÉHO *, M. CANARD * et C. LIAROPOULOS **

* Laboratoire de Biologie des Insectes, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne, 31077 Toulouse, France

** Joint Programme Greece/UNDP-FAO :
« Development of pest management systems for olive culture »,
1, rue S.-Vénizélou, Likovrissi, Athènes, Grèce

Résumé

La migration des larves de *Dacus oleae* Gmel. a été étudiée dans les conditions naturelles d'oliveraies continentales grecques. Elle intervient à l'automne ; les chutes passent par un maximum en octobre et novembre et précèdent ainsi la récolte des fruits qui n'intervient donc que faiblement sur la limitation numérique de la population hivernante potentielle (fig. 1). L'analyse de la distribution dans l'espace des larves migrantes n'a pas permis de trouver un lien constant entre le nombre d'olives surplombant chaque piège et le nombre de larves qu'on y récolte. Cependant, lorsqu'on considère la répartition au sol sur les quatre secteurs cardinaux, on constate que le sud est l'orientation dans laquelle on trouve le maximum de larves migrantes, suivi par l'ouest, tandis que le nord et l'est en contiennent le moins.

L'étude des possibilités de pupaison, réalisée en conditions naturelles et artificielles, montre que les larves sont en majorité aptes à donner des pupes viables, mais un taux de réussite légèrement plus faible est observé dans la nature (fig. 2). En l'absence de facteurs de limitation autres que la température qui ne paraît donc pas être le facteur principal de réduction de la population hypogée, les pupes formées sont aptes à donner naissance à des adultes qui émergent durant l'hiver (fig. 3).

De nombreux auteurs ont signalé la migration automnale des larves de troisième stade de *Dacus oleae* Gmel. qui, après avoir terminé leur croissance pondérale, quittent le fruit dans lequel elles ont vécu jusque-là et forment leur pupa dans le sol (Martelli, 1908 ; Martin, 1948 ; Tzanakakis, 1964 ; etc.). Cependant, les observations qualitatives dont on dispose montrent bien que la préoccupation primordiale ayant guidé la recherche dans ce domaine était l'étude des relations trophiques et d'habitat entre les stades préimaginaux et le fruit. Dans l'optique d'une approche écologique plus générale, il nous a paru particulièrement important d'analyser plus en détail la migration, afin de pouvoir prendre en compte dans le bilan de l'évolution de la population du phytophage, les phénomènes de limitation propres à cette phase du développement de la Mouche de l'olive.

Lors d'une étude précédente, nous avons cherché à caractériser, pendant la période de chute maximale des larves, le rythme nycthémeral de leur sortie, puis en

conditions semi-artificielles, le délai nécessaire à leur pupaison et le taux de réussite du passage du dernier stade larvaire au stade pupal (Laudého *et al.*, 1978b). Le travail présenté ici, réalisé dans les conditions naturelles de l'oliveraie grecque, concerne essentiellement les aspects saisonniers du phénomène de migration, la distribution spatiale des larves et leur devenir en tant qu'origine de la population hypogée de *D. oleae*.

Matériel et méthodes

1. — Le milieu

La zone oléicole dans laquelle a été menée cette étude se trouve dans la circonscription de Thèbes. C'est un petit massif montagneux aride, situé entre la plaine axiale de la Béotie et le golfe d'Atalanti. Le sol est rarement cultivé, si ce n'est sous forme de quelques champs de céréales, proches des villages et d'olivettes installées dans les vallons et sur le bas des pentes voisines. Dans ce secteur, on n'effectue aucun traitement contre *D. oleae*. Les seules interventions phytosanitaires pouvant avoir lieu sont faites par endroit et par année contre la Teigne de l'olivier : *Prays oleae* Bern.

Les parcelles expérimentales sont à une altitude d'environ 280 m. Leur sol est riche en éléments fins, et relativement dépourvu de cailloux. Le tapis végétal dans les vergers est réduit ou nul, constitué principalement de rares graminées qui sèchent totalement dès la fin juin. Dans la première zone d'étude (Akrefnion), poussent çà et là quelques poiriers spontanés et quelques oliviers revenus à l'état sauvage ayant eu une fructification abondante à l'automne 1975. Les oliviers appartiennent au groupe variétal « Megaritikiki ». Ils sont de développement moyen, menés en moyenne ou basse tige et plantés au carré à une distance de 8 à 10 m. Ils n'ont que peu ou pas de rejets, indice d'un entretien régulier et d'une culture équilibrée. Les façons culturales se réduisent à un disquage par an et une sévère taille d'éclaircissage chaque 2 ans. L'état sanitaire est convenable. La deuxième zone (Ktima) est constituée d'un petit verger situé à quelques kilomètres du premier. Les arbres âgés de 5 ans environ sont menés en basse tige. L'état végétatif et sanitaire est également satisfaisant.

2. — Méthodes de travail

Pour étudier le rythme annuel de la chute des larves migrantes, leur distribution et leur devenir, on a disposé sous les oliviers des pièges pour les larves qui se laissent tomber au sol. Il s'agit de formes en plastique rigide ressemblant à de grands entonnoirs dont la partie basale étroite est enfouie dans le sol. La surface de récupération pour les larves est de 804 cm². Elle est recouverte d'un grillage à mailles larges pour permettre le passage aisé des larves pendant leur chute mais qui interdit la prédation par des oiseaux ou des petits vertébrés. La partie inférieure de l'entonnoir est fermée par une toile de bronze destinée à permettre l'écoulement de l'eau en cas de pluie et à empêcher l'éventuelle action des Arthropodes prédateurs existant dans le sol. Une couche de sable fin de quelques cm est disposée au fond de l'entonnoir pour permettre aux larves migrantes de s'enfouir et de former correctement leur pupa. Chaque semaine, on relève les pièges en changeant le sable ; les larves et les pupes qui s'y trouvent et qui constituent la part de population ayant migré pendant la semaine précédente sont décomptées et ramenées au laboratoire.

Deux fois douze pièges ont été placés au hasard sous la partie extérieure de la couronne de deux arbres (A et B) de la première zone (Akrefnion) en 1975-1976. Un troisième arbre (C) n'a pu être équipé ce même hiver qu'avec huit pièges. A partir de la date de la récolte dans cette zone, c'est-à-dire après le 22/11/75, les arbres B et C qui ne portaient plus de fruits, n'ont plus donné lieu à des observations. Par contre, sous l'arbre A dont nous avons acheté la récolte sur pied, douze pièges supplémentaires ont été disposés. Un système similaire de piégeage a été utilisé à la fin de l'année 1976 dans la deuxième zone d'étude (Ktima). Dans ce dernier cas, le dispositif a été différent, à savoir deux pièges pour deux directions cardinales par arbre avec permutation circulaire à chaque relevé de la position des pièges afin de couvrir successivement toutes les orientations.

Afin de permettre une analyse plus complète des résultats de ce travail, il a été nécessaire de connaître le nombre de fruits situés à l'aplomb des pièges. Nous en avons réalisé le comptage peu avant la récolte des olives, époque à laquelle la chute naturelle était cette année-là, encore insignifiante. On a donc dressé perpendiculairement au sol de fines et longues barres de bois en contact avec la circonférence extérieure de chacun des pièges. Elles étaient destinées à visualiser dans la frondaison de l'arbre la colonne de fruits les surplombant. Le nombre de fruits enregistré est la moyenne des comptages effectués par trois observateurs différents.

Lorsque cela a été nécessaire pour l'étude de la population de pupes dans le sol, des prélèvements de terre de 25 cm de côtés et de 10 cm de profondeur ont été faits puis triés manuellement après lavage différentiel sous courant d'eau. Afin de contrôler l'émergence des adultes, on a placé les pupes ainsi recueillies, soit sous abri extérieur dans des conditions thermiques aussi voisines que possible des conditions naturelles, soit dans une salle d'élevage dont la température est de 25 ± 1 °C, l'humidité relative d'environ 70 p. 100 et l'éclairement d'une durée de 16 heures par jour et d'une intensité de 1 500 lux.

Résultats et discussion

1. — Chute des larves migrantes

A. — Rythme annuel.

L'expérimentation entreprise permet d'établir les courbes de la figure 1. Chacun des points représente le nombre moyen de larves migrantes obtenues par piège pendant la semaine précédant le relevé. Il apparaît que la sortie des larves hors des fruits passe par un maximum entre la dernière moitié du mois d'octobre et la fin du mois de novembre. En effet, pendant les deux années considérées, on a observé une chute importante de larves entre le 24/10 et le 22/11 dans la première zone en 1975 et entre le 29/10 et le 27/11 dans la deuxième zone en 1976.

En 1975-76, pour obtenir une information plus complète sur le déroulement du phénomène après la récolte par l'agriculteur, nous avons suivi la sortie des larves sur un arbre de la première zone (arbre A) dont nous avons acheté la production sur pied et qui a donc conservé ses fruits en place jusqu'à leur chute naturelle. On voit que dès la fin du mois de novembre, les larves susceptibles de quitter les fruits l'ont pour la plupart déjà fait. En effet, on ne capture plus que 2,5 larves en moyenne par

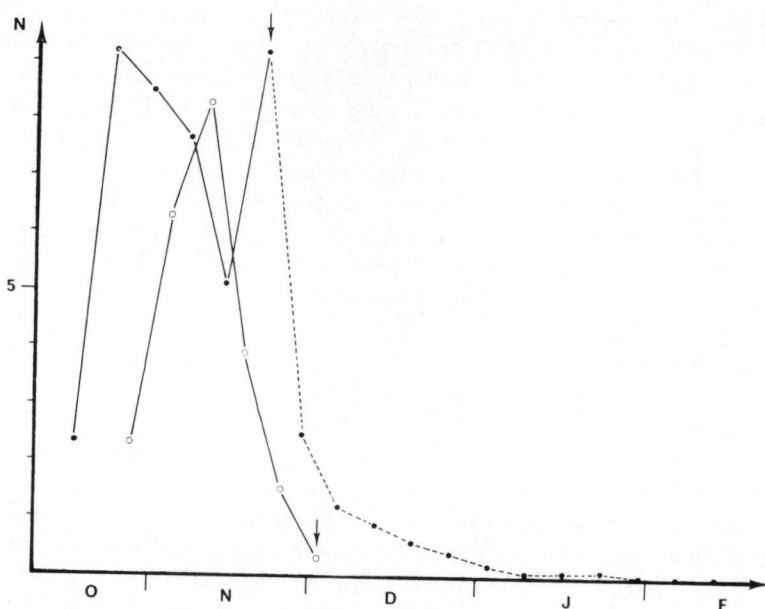


FIG. 1. — Nombre de larves migrantes de *D. oleae* recueillies par piège.

●—● dans trente-deux pièges sous trois arbres (A, B et C) à Akrefnion (1975-76) ;
 ---● dans vingt-quatre pièges sous l'arbre A la même année ;
 ○—○ dans douze pièges sous trois arbres à Ktima (1976-77).
 Les flèches indiquent les dates de récolte.

piège le 29/11/75 et 1,2 larve le 6/12/75 ; les larves migrantes capturées sont alors réparties dans les différents pièges. Du 13/12/75 au 17/1/76, les captures sont beaucoup plus rares et seule environ la moitié des pièges contient des larves de *D. oleae* au moment où interviennent les contrôles. On soulignera toutefois que sur l'ensemble de cette période tous les pièges ont successivement fourni des larves et que ce ne sont donc pas toujours les mêmes fruits qui sont à l'origine de larves migrantes. Par la suite, les captures deviennent exceptionnelles : la plus tardive est observée le 14/2/76 et les contrôles du 21/2/76 et du 28/2/76 ne donnent plus aucun *D. oleae*. Passé cette dernière date, les observations concernant la chute sont d'ailleurs de fait terminées car tous les fruits sont tombés naturellement sur le sol.

L'un des faits remarquables mis en évidence au cours de cette étude est donc que la récolte des fruits n'intervient que très peu sur l'importance numérique potentielle de la phase hypogée de *D. oleae* : à l'exception du cas où le ramassage des olives pourrait être fait très tôt dans la saison, une grande partie des larves du troisième âge de la Mouche a déjà quitté les fruits avant qu'ils ne soient cueillis par les agriculteurs. Cette observation concerne les biotopes étudiés et a pu être confirmée par des relevés plus ponctuels pratiqués dans d'autres oliveraies de Grèce continentale, en particulier en Attique. Il n'en est pas toujours de même en d'autres pays : dans des conditions écologiques et culturelles certes différentes, des auteurs ont pu recommander de faire une récolte précoce pour éliminer l'apport de *D. oleae* sous forme de pupes dans le sol, tant au Portugal (Rosa de Azevedo, 1943) qu'en Italie du Sud (La Face, 1954). Une telle possibilité semble à première vue peu réaliste en Grèce.

B. — *Relation avec le nombre d'olives.*

L'analyse des résultats bruts piège par piège et date par date pour chacun des trois arbres A, B et C dans la première zone (Akrefnion) a été réalisée sous forme d'une analyse de variance pour laquelle les pièges sont considérés comme des traitements et les dates successives comme des blocs. Si l'on effectue les calculs sur les 6 premières semaines, c'est-à-dire sur la période de chute maximale de larves migrantes, on voit (tabl. 1) qu'il existe pour les arbres A et B une différence signifi-

TABLEAU 1

Analyse de variance des captures de larves migrantes de D. oleae sur l'ensemble des 6 premières semaines de récolte à Akrefnion (1975-76)

	Récolteurs (traitements)			Dates (blocs)		
	F calculé	F requis		F calculé	F requis	
		à 5 p. 100	à 1 p. 100		à 5 p. 100	à 1 p. 100
Arbre A ..	6,87	1,97	2,59	15,12	2,38	3,37
Arbre B ..	3,93	1,97	2,59	7,64	2,38	3,37
Arbre C...	4,18	2,29	3,19	2,99	2,49	3,60

cative au seuil de 1 p. 100 entre les blocs et entre les traitements. En ce qui concerne les blocs, une différence significative au seuil de 5 p. 100 peut être mise en évidence, pour l'arbre C. Ceci montre que les chutes de larves migrantes sont différentes d'une date à une autre et que sous chacun des arbres considéré individuellement les pièges réagissent de manière différente.

Il fallait donc chercher à caractériser la chute des larves en tenant compte d'un autre facteur. Nous l'avons reliée au nombre de fruits situés dans la colonne de frondaison surplombant chacun des dispositifs de capture. Pour l'arbre A qui est le moins fourni, les colonnes contiennent en moyenne quarante-cinq fruits ; pour les arbres B et C, ces nombres sont respectivement de soixante-quatorze et quatre-vingt-neuf. Il faut souligner que dans le cas de l'arbre B dont nous avons effectué en fin d'expérimentation la récolte complète, la validité de cette estimation numérique des olives présentes au-dessus de la surface de chacun des pièges s'est trouvée confirmée. En effet, les pièges étant distribués au hasard sur une projection de la partie externe de la frondaison qui représente approximativement 20 m², le calcul établi sur une moyenne de soixante-quatorze fruits au-dessus de chaque piège, implique la présence théorique de 18 352 olives dans le volume correspondant de l'arbre. Ce chiffre est de fait très voisin des 18 786 olives effectivement décomptées lors de la récolte des fruits situés dans l'ensemble des secteurs de cette couronne.

On a donc pu ainsi ramener valablement le nombre de larves migrantes capturées à cent fruits effectivement présents dans la frondaison des arbres (tabl. 2). Le nombre total des larves migrantes issues de cent fruits pris au hasard sur chacun des trois arbres est différent d'un arbre à l'autre. Globalement, du 11/10/75 au 22/11/75, c'est-à-dire pendant la période de sortie maximale des larves, l'arbre A a fourni

TABLEAU 2

Nombre moyen de larves migrantes de D. oleae récoltées pour cent fruits présents dans la frondaison (Akrefnion, 1975-76).
 Pour les arbres A et B, les moyennes sont établies à partir de douze pièges par olivier, et pour l'arbre C, à partir de huit pièges. Le chiffre entre parenthèses est l'écart à la moyenne

Date	18/10	25/10	1/11	8/11	15/11	22/11
Arbre A ..	3,76 (1,26)	28,82 (3,78)	16,99 (2,93)	15,95 (2,03)	13,54 (2,61)	25,44 (2,88)
Arbre B ..	4,20 (0,77)	15,46 (2,55)	17,20 (3,66)	12,88 (3,08)	7,02 (1,81)	13,99 (2,77)
Arbre C...	3,28 (0,83)	6,57 (1,69)	8,41 (1,65)	8,69 (3,49)	7,19 (1,61)	10,08 (3,56)

104,5 larves migrantes pour cent fruits, l'arbre B est à l'origine de 70,7 larves pour cent fruits tandis que l'arbre C en donne 44,3. L'arbre A hébergeait donc une moyenne supérieure à 1 larve par fruit, signe de la présence de nombreux fruits contenant plusieurs larves ; cet arbre ayant conservé ses fruits en place jusqu'à leur chute naturelle, on a pu finalement constater que pendant toute la durée de l'expérience du 11/10/75 au 28/2/76, il a fourni 121,9 larves migrantes pour cent fruits.

Toutefois, la recherche d'une relation directe entre le nombre d'olives surplombant les pièges et celui des larves migrantes s'est révélée décevante à l'exception cependant du cas de l'arbre A pour lequel existe une relation linéaire tandis que pour les deux autres arbres cette liaison n'a pas pu être établie. Pour l'arbre A, le coefficient de corrélation pour les récoltes de larves cumulées à partir de la 4^e semaine est de l'ordre de 0,74. Les chiffres extrêmes obtenus sont de 0,736 la 6^e semaine et 0,745 la 4^e semaine. Ce coefficient de corrélation n'explique en fait que 55 p. 100 de la variation et il ne peut donc être considéré comme pleinement satisfaisant. Il a donc été recherché un autre mode d'interprétation et dans ce but une analyse en composantes principales a été effectuée en prenant pour variables le nombre d'olives surplombant chaque piège et les larves récoltées pendant les 6 premières semaines (soit sept variables). La distribution des points obtenus n'a pas permis d'interprétation raisonnable. Les résultats enregistrés l'année suivante dans la deuxième zone de travail ont confirmé l'hétérogénéité constatée ci-dessus, même après avoir relié le nombre de larves migrantes au nombre de fruits présents dans la frondaison.

C. — Répartition des larves selon les secteurs cardinaux.

De l'analyse précédente, il ressort qu'il n'a pas été possible de caractériser les pièges en les prenant individuellement. Toutefois, il n'en est pas de même si l'on prend en considération le total des larves issues de tous les éléments situés dans un même secteur cardinal. En effet, sur un total de cinq cent quarante-cinq larves du troisième stade capturées dans les douze pièges disposés à l'aplomb de la couronne extérieure de l'arbre B pris ici à titre d'exemple, on observe des différences globales selon les directions. Le nord et l'est sont déficitaires par rapport aux autres secteurs avec res-

pectivement cent six et cent quatorze larves récoltées sur l'ensemble de la saison. A l'ouest, on obtient cent cinquante et une larves et on remarque l'importance que prend le phénomène de migration dans le secteur sud avec cent soixante-quatorze larves capturées. On voit donc que les secteurs sud et ouest sont relativement privilégiés car ils représentent respectivement 32 et 28 p. 100 du total des larves migrantes obtenues. Par ailleurs, on a enregistré à la fin des observations un nombre de fruits plus élevé dans les secteurs sud et ouest, qui comptent respectivement 25 et 31 p. 100 du total des fruits de la couronne extérieure contre 22 p. 100 dans chacun des secteurs nord et est (Liaropoulos, 1978). A ces différences de nombres de fruits correspond également un taux d'infestation par *D. oleae* variant dans le même sens et augmentant ainsi l'écart entre les parties de population de la Mouche hébergée par chaque secteur. De ce fait, il n'est pas étonnant que l'on retrouve ultérieurement dans le sol un nombre de pupes qui reflète une présence relative nettement plus abondante du ravageur dans les secteurs sud et ouest (Liaropoulos *et al.*, 1978).

La convergence de ces résultats montre donc que si le phénomène a pu être masqué lors de l'analyse piège par piège de la chute des larves, une tendance à une migration numériquement plus importante dans certains secteurs cardinaux peut être acceptée comme très vraisemblable.

2. — Devenir des larves migrantes récoltées

A. — Formation des pupes.

Il nous a paru utile de vérifier directement dans l'oliveraie quel était le devenir de la population de larves migrantes étudiées. En effet, de nombreux facteurs externes peuvent être la cause de la disparition d'un nombre non négligeable de larves en cours de migration ou de pupes nouvellement formées. Ainsi en va-t-il par exemple du piétinement du sol sous les arbres lors de la récolte des olives ou lors du passage des troupeaux d'ovins et de caprins dans certaines zones, d'une possible action de prédateurs vertébrés ou invertébrés (Laudého *et al.*, 1978a), etc. On enregistre donc hebdomadairement à partir du dispositif se trouvant dans la zone de Ktima, le nombre cumulé de larves migrantes qu'il a fournies, c'est-à-dire le nombre théorique de pupes ; parallèlement, on note le nombre de pupes effectivement formées dans le sol, contrôlé par lavage des échantillons de terre pris sous ces oliviers, dans un espace protégé de tous passages humains ou animaux. Nous avons pris pour unité de mesure la surface de l'échantillon de sol, soit 625 cm² et avons donc affecté d'un coefficient correcteur le nombre de larves capturées dans les pièges puisque chacun de ces derniers couvre 804 cm². La courbe obtenue (fig. 2) exprime les résultats enregistrés et met en évidence un déficit total moyen de plus d'un quart de l'effectif : seules 73 p. 100 des larves ont été à l'origine de pupes retrouvées dans le sol.

Cette courbe appelle toutefois deux commentaires. L'un concerne le choix de l'origine des mesures qui débutent le 29/10/76 ; en effet, deux possibilités pouvaient également être envisagées car il n'avait pas été effectué de prélèvement de sol le 22/10/76, date de la mise en place du système de capture des larves migrantes. On pouvait donc considérer que le 22/10/76 existait dans le sol le nombre de pupes récoltées une semaine plus tard diminué du nombre de larves migrantes récoltées pendant cette période. Dans ce cas, un léger décalage de la courbe, à savoir une différence

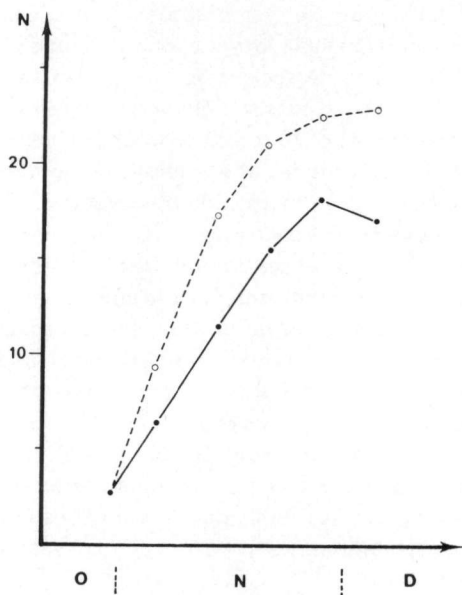


FIG. 2. — Nombre de pupes de *D. oleae* dans le sol ; en tiré : nombre théorique par surface de piège ramené à une surface équivalente à celle d'un échantillon de sol ; en trait plein : nombre réel observé (Ktima, 1976).

de 0,41 pupa formée initialement aurait été enregistrée. Nous avons négligé cette correction, ce nombre de pupes originel ayant été jugé incertain vu le nombre et la taille des échantillons. La représentation proposée a donc comme point de départ la date du 29/10/76. Une seconde remarque s'impose quant à la précision du nombre de pupes observées dans le sol par la technique de lavage. En effet, lors d'essais effectués pour contrôler sa validité, il avait été obtenu un rendement en pupes retrouvées par rapport à la population réelle de l'ordre de 83 p. 100 (Laudého *et al.*, 1975). Ceci aurait donc tendance à réduire l'écart constaté entre le nombre de larves tombant réellement et celui des pupes retrouvées dans le sol. En effet, bien que le lavage des échantillons de sol ait été particulièrement soigné lors de cette expérimentation, il n'est pas possible d'exclure cette fourchette d'erreur expérimentale ; en conséquence, en se plaçant dans les limites de précision dues à la technique, on peut conclure que 12 à 27 p. 100 des larves migrantes disparaissent de manière quasi immédiate sous l'influence de facteurs qui, à ce jour, n'ont pu être précisés. On enregistre donc une transformation en pupes qui correspond bien aux observations effectuées par ailleurs en conditions semi-artificielles (Laudého *et al.*, 1978b).

On notera cependant que si dans le cas étudié ci-dessus la réussite de la pupaison naturelle a été satisfaisante, il n'en est pas toujours de même. Ainsi, un an plus tôt dans la première zone (Akrefnion), il n'avait été enregistré qu'un faible taux de réussite qui ne dépassait pas 38 p. 100. Certes le piétinement consécutif à la cueillette et aux pratiques culturales qui lui succèdent pouvait être là incriminé, mais il est probable que d'autres facteurs que nous n'avons pas identifiés, ont entravé la formation des pupes ou provoqué leur disparition et de ce fait diminué le taux de survie de *D. oleae* dans le sol.

B. — *Aptitudes à l'éclosion.*

Une confirmation de la bonne aptitude des larves à former des pupes normales dans les conditions hivernales a été obtenue par la mise en élevage des larves et pupes récoltées dans la nature. Une part des insectes ainsi capturés est placée en salle climatisée dans des conditions de température favorables à un développement rapide tandis que le reste est laissé sous abri extérieur dans des conditions thermiques voisines sinon identiques à celles de la nature. Le tableau 3 résume les résultats

TABLEAU 3

Pourcentage d'éclosion de D. oleae à partir des insectes provenant des pièges placés sous les oliviers à Ktima (1976-77)

Date de récolte	En insectarium		Sous abri extérieur	
	Nombre de pupes mises en élevage	p. 100 d'éclosion	Nombre de pupes mises en élevage	p. 100 d'éclosion
29/10	27	81	23	91
5/11	79	96	64	73
13/11	130	94	100	83
19/11	44	93	85	68
27/11	16	12	27	7
4/12	0	—	10	20

enregistrés. Globalement, 88,8 p. 100 des pupes placées en salle climatisée donnent naissance à des adultes après 10 à 17 jours. Celles qui se développent à l'extérieur et qui de ce fait ont subi des conditions rigoureuses de température, ont donné également naissance pour 68,9 p. 100 d'entre elles à des adultes bien formés ayant émergé entre le 9/12/76 pour le plus précoce et le 8/3/77 pour le plus tardif (fig. 3).

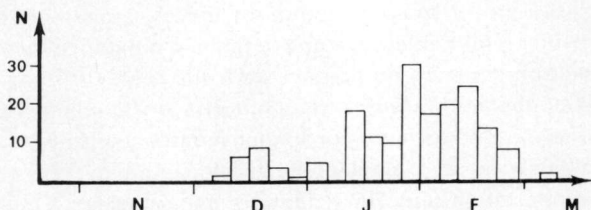


FIG. 3. — Nombre d'adultes de *D. oleae* émergeant sous abri extérieur à partir des pupes provenant des pièges (Ktima, 1976).

Ces résultats doivent être comparés à ceux qui ont été obtenus par d'autres auteurs ; du point de vue quantitatif, le pourcentage élevé de mouches obtenues à partir des pupes placées en élevage sous abri extérieur et par conséquent protégées de tous les facteurs antagonistes autres que la température, est en accord avec les

observations du même type faites ailleurs : ainsi en Italie, on enregistre un taux de réussite à l'émergence allant de 56 à 88 p. 100 (Melis, 1955 ; 1956). Par contre, de l'avis quasi unanime, on sait que les mouches émergent dans la nature dans des proportions beaucoup plus faibles, parfois même presque nulles. C'est le signe évident que la température, en tant que facteur isolé, ne peut être tenue pour seule responsable de la mortalité. Enfin, en ce qui concerne la chronologie, les dates extrêmes relevées pour la sortie des adultes correspondent sensiblement à ce qu'on connaît de ce phénomène dans les conditions écologiques grecques, tant en Grèce continentale (Manikas, 1974) que plus au sud en Crète (Sigwalt *et al.*, 1977).

Conclusion

Les résultats acquis montrent que la sortie hors des fruits des larves âgées se produit avec une intensité maximale durant une période relativement courte, couvrant dans les biotopes étudiés et pendant les 2 années d'observation, la fin du mois d'octobre et le mois de novembre. Ensuite, les chutes sont beaucoup moins nombreuses, mais peuvent continuer jusqu'à une date assez tardive. En replaçant ces observations du point de vue de la dynamique de population du ravageur, on voit que dans les conditions de la pratique culturale grecque, à l'exception de ce qui a trait à la production des olives destinées à la confiserie, la cueillette intervient après la chute de la plupart des larves susceptibles de migrer. La récolte des fruits ne constitue donc pas un prélèvement direct quantitativement déterminant dans la population automnale de *D. oleae* ; mais elle peut avoir une incidence ultérieure du fait de la suppression du seul milieu apte à recevoir les pontes et à assurer le développement des stades larvaires.

L'étude de la distribution spatiale des larves tombant au sol met en évidence une grande hétérogénéité dans la population de larves migrantes capturées avec le dispositif de piégeage utilisé. Elle n'a pas permis d'établir une relation entre le nombre d'olives surplombant chaque piège et le nombre de larves qu'on y récolte. Il semble donc que des facteurs qui n'ont pas été pris en considération dans cette étude, tels que la forme de l'arbre, la densité du feuillage et d'autres encore, puissent jouer un rôle. On pourra dans des études ultérieures non plus considérer seulement le nombre de fruits présents, c'est-à-dire disponibles pour les larves, mais tenir compte aussi du volume de frondaison en tant qu'espace que la femelle a exploré lorsqu'elle cherchait à pondre. Une relation, fonction du nombre de fruits contenus dans cet espace et de la réussite du développement larvaire, pourrait être éventuellement dégagée.

Toutefois, l'analyse par secteurs cardinaux montre une importance particulière du secteur sud de l'arbre, découlant d'une fructification qui y est plus abondante jointe à un taux d'infestation plus élevé dans ce même secteur. On verra ultérieurement qu'une même répartition privilégiant l'orientation sud se retrouve lors de l'analyse pendant l'hiver de la population hypogée au cours de son évolution (Liaropoulos *et al.*, 1978).

Enfin, on a pu noter que les larves migrantes sont le plus généralement aptes à former des pupes viables, bien que certaines années, on enregistre une mortalité importante se manifestant presque immédiatement après la migration. L'expérimentation menée en conditions semi-artificielles permet toutefois d'exclure l'effet de la

température en tant que facteur unique de limitation durant ce stade. La mortalité hivernale des pupes dans le sol généralement constatée et attribuée couramment aux seules conditions thermiques nous paraît donc résulter de la conjonction de divers éléments antagonistes dont les rôles respectifs n'ont pas été évalués.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Remerciements

Ce travail a été fait dans le cadre du Projet UNDP/FAO GRE-69/525 : « Recherches sur les ravageurs et maladies de l'olivier en Grèce continentale, Crète et Corfou ». Nous tenons à remercier particulièrement M. J. C. Onillon de sa collaboration lors de missions qu'il a effectuées en Grèce et pour le traitement statistique des données exécuté à la Station de Recherches de Zoologie et de Lutte biologique d'Antibes.

Summary

Study on the hypogaeal population of Dacus oleae Gmel. (Diptera, Trypetidae).

1. — Fall, repartition and future of the migrating larvae

The migration of the Olive fruit fly *Dacus oleae* Gmel. was investigated under natural conditions in continental olive groves in Greece. The third stage larvae left the fruit just before the olive crop was harvested, between October 24 and November 27 (fig. 1). So, the collection of the fruits did not heavily influence the numerical importance of the population capable to winter. No correlation was found between the number of the fruits in the trees overhanging each pitfall trap and the number of the larvae collected. However, *D. oleae* was more frequent on the south facing sector of the soil : 32 p. 100 of the total insects collected, and the western : 28 p. 100, than on the northern and the eastern : 22 p. 100. Experiments were carried out to investigate the rate of pupation after the larvae fell from the trees : 73 p. 100 of the migrating larvae pupated (fig. 2). In the laboratory, 89 p. 100 of these pupae were capable to emerge as adults and under natural thermic conditions, 69 p. 100 of them did, between December 9 and March 8 (fig. 3).

Références bibliographiques

- LA FACE L., 1954. Sul comportamento invernale e primaverile della Mosca dell'olivo (*Dacus oleae* Gmel.) in provincia di Latina ed alcune norme di lotta contro l'insetto. *Riv. Parasit.*, **15**, 95-101.
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., 1975. Etude du stade pupal de *Dacus oleae* Gmel. au niveau du sol. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 265-268.
- LAUDÉHO Y., CANARD M., LIAROPOULOS C., 1978a. Contribution à l'étude de la faune du sol dans l'olivieraie grecque (*Col.*, *Caraboidea* et *Staphylinidea* ; *Hym.*, *Formicidae*). *Biol. Gallo-hellenica*, **8** (sous presse).
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., CANARD M., 1978b. Etude pendant la période automnale du rythme de sortie hors des fruits des larves du dernier âge de la Mouche de l'olive *Dacus oleae* Gmel. (*Dipt.*, *Trypetidae*). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 37-50.
- LIAROPOULOS C., 1978. Etude de la phase hypogée de *Dacus oleae* Gmel. (*Dipt.*, *Trypetidae*) en vue d'une éventuelle intervention hivernale visant à réduire la population du ravageur dans les oliveraies de la Grèce. *Thèse Doc. Ing.*, Toulouse, **617**, 170 p.
- LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., CANARD M., LAUDÉHO Y., 1978. Etude de la phase hypogée de la population de *Dacus oleae* Gmel. (*Dipt.*, *Trypetidae*). 2. — Distribution et évolution hivernale des pupes dans le sol. *Rev. Zool. agr. Pathol. végét.* (sous presse).
- MANIKAS G., 1974. Contribution to biology and ecology of *Dacus oleae* Gmel. (*Dipt.*, *Tephritidae*). *Thèse, Athènes*, 75 p. (en grec, résumé anglais).
- MARTELLI G., 1908. Note dietologica sulla Mosca delle olive (*Dacus oleae*). *Boll. Lab. Zool. Portici*, **2**, 3-12.
- MARTIN H., 1948. Observations biologiques et essais de traitement contre la Mouche de l'olive *Dacus oleae* Rossi dans la province de Tarragone (Espagne) de 1946 à 1948. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **21**, 361-402.

- MELIS A., 1955. L'entita degli sfarfallamenti invernali e primaverili in alcune allevamenti di *Dacus oleae* Gmel. eseguiti nella Toscana litoranea nel 1953-54. *Redia*, **40**, 181-196.
- MELIS A., 1956. Ancora il fattore termico causa determinante dell'entita degli sfarfallamenti invernali e primaverili del *Dacus* nel 1954-55. *Redia*, **41**, 1-22.
- ROSA DE AZEVEDO A., 1943. O valor de colheita precoce de azeitone como metods preventivo de combate a *Dacus oleae* Gmel. *Agron. Lusitana*, **5**, 83-89.
- SIGWALT B., MICHELAKIS S., ALEXANDRAKIS V., 1977. L'hivernation de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Tephritidae) à l'état de pupe. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 287-297.
- TZANAKAKIS M. E., 1964. Preliminary observations on the effect of certain light conditions on the pupation of the Olive fruit fly *Dacus oleae* Gmel. outside the fruit. *Z. angew. Entomol.*, **55**, 94-99.
-

**Pupation depth in artificially reared olive fruit flies
Dacus oleae (Diptera, Tephritidae),
as affected by several physical characteristics of the substrates**

JOHN A. TSITSIPIS et E. P. PAPANICOLAOU *

Departments of Biology, and Soil Science *
« Democritos » Nuclear Research Center
Aghia Paraskevi Attiki, Greece.

Summary

The olive fruit fly, *Dacus oleae* pupates either inside olive fruits, or in the soil. In the latter, several parameters determine pupation depth. Sawdust, two kinds of sand, and five different soil types were examined. In addition, various degrees of substrate moisture, different temperatures, different degrees of compactness, and coarseness of the substrate were examined. Pupation took place within the first few centimeters (less than 10), and differences appeared only in the first 1-3 cm of depth. In dry soils, increasing sand content resulted in shallower pupation. Deepest pupation occurred at low moisture levels, while increased moisture gave more superficial pupation. In dry sands, and in saturated with water sand and sawdust, pupation occurred on the surface. Less compact and more granular substrates allowed deeper pupation. Deepest pupation was observed in sawdust. Extreme temperatures tested (30,10 °C) allowed shallower pupation than intermediate ones.

It is well known that the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin) pupates mainly inside the olive fruit on the trees during the summer and early fall, and drops and pupates in the soil later in the season. Ambient as well as nutritional factors have been advocated to determine this dual behavior, but, to our knowledge, there is no experimental evidence for the importance of these factors, except that photoperiod does not seem to play an important role (Tzanakakis, 1964).

Once the larva drops to the soil it searches for a suitable pupation site. Most of the larvae pupate within 5 to 10 cm of depth (Cavalloro and Delrio, 1975a ; Laudého et al., 1975). Depth of pupation seems to be influenced by certain parameters. Cavalloro and Delrio (1975a) found in *D. oleae* that it is related to soil moisture. Similar results were found in *Ceratitis capitata* reared on artificial diet but soil factors did not affect its pupation depth (Cavalloro and Delrio, 1975b).

In the present work the findings of an investigation are presented with respect to the effect of various parameters such as nature of substrate (sand, sawdust, soil) its compactness, temperature, and moisture content on the depth of pupation of *D. oleae*.

Materials and methods

The experimental insects used, derived from the Chania area of the island of Crete, have been reared in the lab on artificial diet for two years according to methods described previously (Tsitsipis, 1977). All experiments were done at temperatures ranging between 20-25 °C except the experiment on temperature effect on pupation depth where a wider range was tested (10-30 °C).

The substrates used were sand, sawdust, and soil samples with variable texture. The particle size distribution of sand and sawdust is given in table 1. The soil samples

TABLE 1

Particle size distribution of various substrates used as pupation media of Dacus oleae
Distribution de la taille des particules des divers substrats utilisés pour la pupaison de Dacus oleae

Particle size (mm)	Materials		
	p. 100 distribution		
	« Rough » Sand	« Quartz » Sand	Sawdust
2.00-1.00	0.20	—	—
1.00-0.50	8.25	0.27	3.48
0.50-0.25	42.62	54.22	43.84
0.25-0.10	46.23	45.31	45.39
0.10-0.05	1.68	0.12	6.72
< 0.05	1.02	0.08	0.57

were derived from the top 25 cm of a deep, calcareous, well drained alluvial soil from the area of Spata-Attiki, which was covered with olive trees. Its texture was clay loam (sand 39.4 p. 100, silt 21.8 p. 100, and clay 38.8 p. 100). The collected large soil sample was air dried and passed through a 2 mm sieve. To obtain textural variability various proportions of the soil sample (100, 80, 60, 40, 20, 0 p. 100 ; treatments VI → I respectively) were thoroughly mixed with medium to fine « quartz » sand. The mixture was wetted, left to dry for about two weeks and then passed through a 2 cm sieve, large enough to allow soil aggregate formation. The soil samples, thus prepared, were then ready for the experimental work.

Cylindrical paraffin-coated paper cups (« small » and « large ») of two different diameters were used (diameter 4.5 or 7.5 cm, height 11 cm). Each cup was filled with the respective pupation substrate to a height of 10 cm, and on the surface 100 mature larvae were placed for pupation. Most of the larvae would enter the medium to pupate. *D. oleae* larvae, upon completion of their development in the diet trays, seek a suitable pupation site by leaving the diet. The time interval between the diet escape and pupation ranges between 2-6 hrs. In the present work, larvae were collected within 15-30 min after leaving the diet. They were counted within another 5-15 min and placed on the substrate. After 1-2 days a frequency distribution of the pupation depth was established by cutting the cup into ten consecutive 1 cm horizontal slices and counting the pupae found therein.

The effect of moisture content of the substrate on pupation depth was tested on

sawdust, and « rough » sand. Sawdust moisture contents were 0, 25, 50, 75, 100, 150, 200, 300 and 400 p. 100 (w/w), and those of sand 0, 5, 10, 15, 20 and 30 p. 100 (w/w). Substrates were placed in small paper cups. Substrate compactness was tested on sawdust. Sawdust with 0 and 25 p. 100 moisture in three different degrees of compactness was offered in small paper cups to the larvae for pupation in three replicates. Fluffy, slightly compressed, and more compressed sawdust were tested (respective bulk densities : dry sawdust 0.27, 0.31, and 0.32 g/cm³ ; 25 p. 100 moisture sawdust 0.24, 0.29, and 0.32 g/cm³). The effect of substrate temperatures was tested at five different constant temperatures in the range 10-30 °C in 5 °C increments. Five replicates (large cups) at each temperature were tried. The size of soil aggregates was tested on air dry soil (with 0 p. 100 sand content). Three sizes of aggregates were separated (diam. < 0.5, 0.5-2.0, and 2.0-5.0 mm), and tested in five replicates in large cups.

In the temperature experiment, the paper cups with the substrates had previously acquired the test temperatures before the larvae were placed on them.

The moisture content of sand and sawdust was expressed in p. 100 content (w/w-dry weight basis) and achieved by measuring out the respective water volumes after mixing them thoroughly with the sand or sawdust samples. The highest moisture levels tested were just at the saturation threshold.

In the soil samples three moisture levels were used. Level C (« roughly with double field capacity » moisture soil), determined empirically, was the water content of the soil samples 24 hrs after a heavy rain. Level B (« roughly with field capacity » moisture soil) was water content equal to half of that of level C. Level A (« air dry » soil) was the moisture content of the air dry soil samples. It is noticed that the moisture content of level B was roughly equal to that of field capacity (FC) for treatments I-IV, while for treatments V and VI it was lower than that of FC (roughly equal to two thirds of FC). For level C, the water was added on the top of the soil while for level B the water was added in the form of fine spray on the tabled soil samples. The soil samples, carefully protected against moisture loss in their paper cups, were left to stand for 48 hrs and then the larvae were placed on the top.

Results

It has been found (Tsitsipis, 1977) that larvae of *D. oleae* would enter moist sawdust (more than 40 p. 100 moisture, w/w), and pupate inside it, while in dry or less moist sawdust enough would pupate on the surface. It was considered, therefore, interesting to see whether depth of pupation was also correlated with sawdust moisture content. Besides sawdust, « rough » sand, a material commonly used in the lab, was also tested. Fig. 1 clearly shows that, within the moisture range 25 to 300 p. 100, the wetter the sawdust, the shallower the pupation was. Pupation in the 400 p. 100 level was similar to 300 p. 100 in the first two centimeters, but it gave lower values in the next three centimeters. A striking difference was noticed in the driest substrate (0 p. 100), in which pupation was the most superficial of all. The majority (90 p. 100) of larvae pupated in a depth range of 3 to 6 cm deep, and very few larvae (about 5 p. 1 000) pupated below 8 cm. Only one larva was found at a depth of 10 cm. The higher values obtained by Tsitsipis (1977) are probably due to the finer, and hence more compact, sawdust previously used.

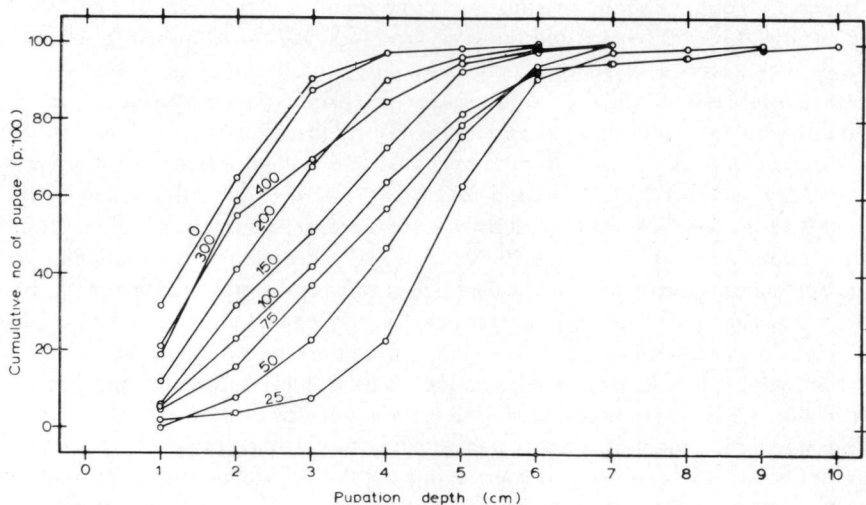


FIG. 1. — Effect of various moisture levels (0-400 p. 100, w/w) of sawdust on pupation depth of *Dacus oleae*, when 100 mature larvae were placed on the surface of each treatment.

*Effet de divers taux d'humidité (0-400 p. 100, p/p) de sciure sur la profondeur du site de pupaison de *Dacus oleae* ; chaque essai est fait avec 100 larves mûres déposées en surface.*

A similar to the sawdust trend was shown with sand (fig. 2), but differences between 10-20 p. 100 were shown only in the first centimeter of depth. At greater depths they all gave almost identical values. At the moisture content of 5 and 30 p. 100

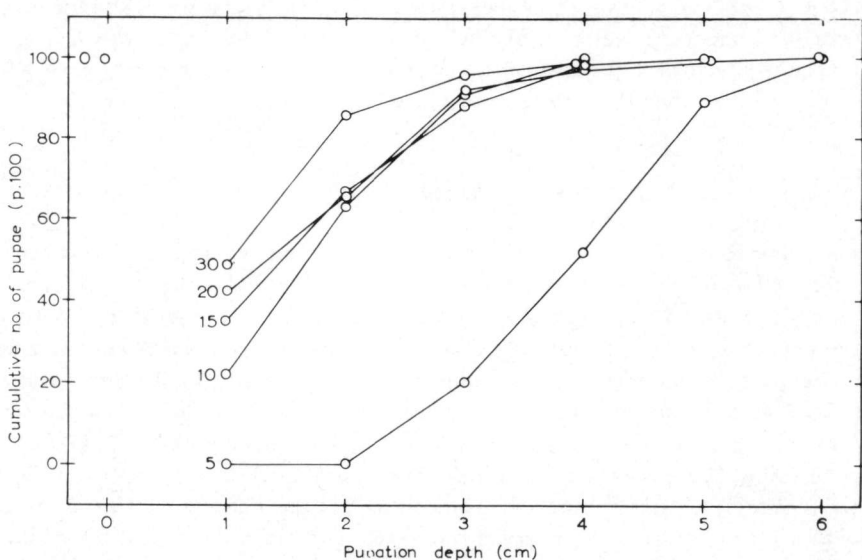


FIG. 2. — Effect of various moisture levels (0-30 p. 100, w/w) of sand on pupation depth of *Dacus oleae*, when 100 mature larvae were placed on the surface of each treatment.

*Effet de divers taux d'humidité (0-30 p. 100, p/p) du sable sur la profondeur du site de pupaison de *Dacus oleae* : chaque essai est fait avec 100 larves mûres déposées en surface.*

the deepest and the shallowest pupation was observed respectively. In dry sand (0 p. 100) all larvae pupated on the surface. This presumably indicates difficulty of larval penetration due to mechanical resistance offered by the concrete dry sand. At 5 p. 100 moisture level, sand became fluffy allowing easy penetration. Sand, in general, presented to the larvae a more difficult than sawdust substrate to penetrate, and 90 p. 100 pupation ranged from 3-5 cm. Final penetration reached 6 cm (only one pupa was found at 7 cm).

It was established before, that substrate moisture influences depth of pupation. It was noticed, however, that moisture changed compactness of the substrate. It was deemed interesting, therefore, to investigate how pupation depth was affected by substrate compactness. Figure 3 shows that pupation depth was related to moisture

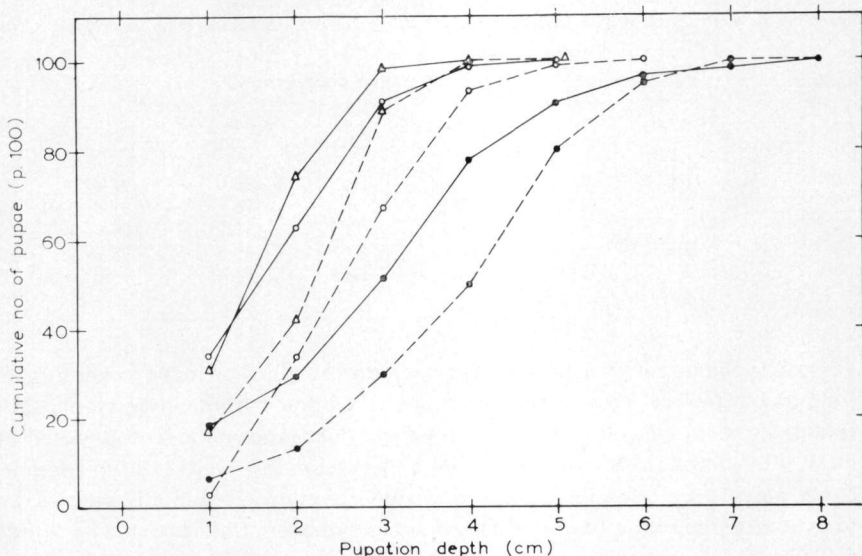


FIG. 3. — Effect of compactness of dry or moist (25 p. 100 w/w) sawdust on pupation depth of *Dacus oleae*, when mature larvae were placed on the surface ($n = 3$, 100 larvae each) ; ● non-compressed, ○ compressed, △ more compressed, — dry sawdust, - - - moist sawdust).

Effet de la compacité de la sciure sèche ou humidifiée (25 p. 100, p/p) sur la profondeur du site de pupaison de *Dacus oleae*, lorsque des larves mûres sont déposées sur la surface (trois répétitions de 100 larves par essai) ; ● milieu non tassé, ○ milieu tassé, △ milieu très tassé, — sciure sèche, - - - sciure humidifiée.

content, as previously found, and to degree of sawdust compression. Fluffier substrates allowed deeper larval penetration. The difference between the two compressed substrates was not as great as between the less compressed and the fluffy one in both moisture levels. This is in accordance with the corresponding bulk densities which show greater differences in the former than in the latter case. An easier penetration for larvae is, therefore, expected in the fluffier substrates. Cavalloro and Delrio (1975b) also speculate as to the role substrate compactness plays in the pupation depth in *C. capitata*.

Temperature, an important ambient parameter varying considerably during the growing season of *D. oleae* in the field, was examined in relation to pupation depth.

Among the temperatures tested pronounced differences were only observed in the first centimeter of depth (table 2). With depth, these differences decreased and they disappeared below 4 cm. At 25 °C the smallest percentage of larvae pupated in the top first centimeter, then, followed 20, 15, 30 and eventually 10 °C. At the two extreme temperatures (10, and 30 °C) more than half of the larvae pupated in the first centimeter. In the next 2 cm, relatively fewer than at the other temperatures were pupated.

TABLE 2

Cumulative per cent pupation of Dacus oleae at various depths of sawdust with 27 p. 100 (w/w) moisture kept at various temperatures, when mature larvae were placed on the surface (n = 5, 100 larvae each)

Pourcentage cumulé de pupaison de Dacus oleae à diverses profondeurs dans de la sciure humidifiée (humidité 27 p. 100, p/p) à différentes températures ; les larves mûres sont déposées à la surface (cinq répétitions de 100 larves chacune dans chaque cas)

Pupation temp. (°C)	Pupation depth (cm)						
	Surface	1	2	3	4	5	6
10	16.0	67.0	81.6	88.8	95.0	97.4	100
15	2.0	45.6	82.1	97.7	98.9	99.8	100
20	4.6	40.6	74.6	92.9	98.5	100	—
25	2.6	33.4	67.2	87.6	94.8	98.6	100
30	4.4	52.0	74.2	88.8	96.4	99.0	100

30 °C is close to the upper threshold for survival, and 10 °C close to the lower threshold for development (Moore, 1959 ; Tsitsipis, unpublished data). At the lowest temperature the pupation process was extended over several hours (enough larvae pupated after 15-20 hrs), thus larvae, although less motile and presumably weaker at this temperature, could move over a longer period, and some of them presumably deeper. Long periods preceding pupation at low temperatures have been also reported by Laudého *et al.* (1978).

It was considered important to examine pupation depth in soil, a natural pupation substrate for *D. oleae*. Six different soil samples varying in the soil : quartz sand ratios, as previously said, were tested in three different moisture levels in four replicates in large paper cups. Each treatment was replicated four times with 100 larvae in each replicate. Table 3 shows that among the three moisture levels differences existed practically only in the top 2 cm. In air dry soil, treatment I, all larvae pupated on the surface, which is in agreement with previous findings (fig. 2). In the rest of the treatments in air dry soil, the less the content in sand, the deeper the larval pupation. Presumably higher sand content reduces soil aggregation, and as a consequence larval substrate penetration is shallower (more difficult). In the roughly with field capacity moisture soil, the smallest number of larvae pupated in the first centimeter of substrates when compared with air dry and roughly with double field capacity moisture soils in all treatments. No considerable difference was noticed among the treatments except in treatments I, III, in which more larvae pupated in the first centimeter. Deepest pupation appeared in soils without sand (treatment VI) a feature shared by all similar soils in all moisture levels. In the wettest category (level C) most of the larvae pupated in the first centimeter of the substrates, and in general more larvae than in air dry and

TABLE 3

Cumulative percent pupation of Dacus oleae at various depths of soil samples with variable texture and moisture contents when mature larvae were placed on the surface (n = 4, 100 larvae each)

Pourcentage cumulé de pupaison de Dacus oleae à diverses profondeurs dans des sols de texture et humidité différentes ; lorsque les larves mûres furent placées à la surface (quatre répétitions de 100 larves chacune dans chaque cas)

Treatment	Soil : sand ratio	Pupation depth (cm)						
		Surface	1	2	3	4	5	6
Air dry samples-Moisture level A								
I	0 : 10	100	—	—	—	—	—	—
II	2 : 8	0.5	67.7	99.5	100	—	—	—
III	4 : 6	0.7	60.0	97.7	100	—	—	—
IV	6 : 4	0.9	57.7	96.5	99.2	100	—	—
V	8 : 2	0	44.4	83.0	94.7	98.7	100	—
VI	10 : 0	0.3	38.8	85.9	91.7	96.5	98.0	98.5 (a)
Moisture level B (see text)								
I	0 : 10	2.8	34.0	94.5	99.8	100	—	—
II	2 : 8	0.5	22.0	86.3	99.8	100	—	—
III	4 : 6	0.8	47.3	96.1	100	—	—	—
IV	6 : 4	1.3	26.0	86.9	100	—	—	—
V	8 : 2	0.0	20.4	83.0	99.5	100	—	—
VI	10 : 0	0.3	22.3	72.3	92.5	98.5	100	—
Moisture level C (see text)								
I	0 : 10	7.0	92.0	98.9	100	—	—	—
II	2 : 8	2.0	59.3	89.0	96.5	100	—	—
III	4 : 6	0.3	81.7	96.7	99.5	100	—	—
IV	6 : 4	1.0	90.6	100	—	—	—	—
V	8 : 2	4.5	82.3	95.5	98.3	100	—	—
VI	10 : 0	6.8	69.7	92.3	97.9	99.7	100	—

^(a) Small number of pupae were found as deep as 10 cm.

roughly with field capacity moisture soils, pupated on the surface except 0 : 10 A. The results confirm what was previously found in sand, sawdust, regarding depth of pupation as a function of moisture content. It is also shown that soil is more similar to sand than to sawdust. In regard to texture, it seems that there is always a difference between extreme cases (cf. 0 : 10 to 10 : 0). Intermediate soils do not seem to be different, except at the driest category in which increased sand content was correlated to a more superficial pupation. A deeper pupation in the roughly with field capacity soil could be related to a fluffier soil which resulted from the different method of obtaining the desirable moisture content.

The size of soil aggregates was also considered of importance in relation to pupation depth.

The results show (table 4) that the coarser the aggregates, the deeper the pupation occurred. In the finest aggregate soil, larvae were presumably the most difficult to enter to, and enough of them pupated on the surface. The coarsest soil allowed deepest penetration through the spaces between the granules. The latter soil allows also better aeration to greater depths.

TABLE 4

Cumulative per cent pupation of *Dacus oleae* at various depths of soil samples with variable aggregate size, when mature larvae were placed on the surface (n = 5, 100 larvae each)

Pourcentage cumulé de pupaison de *Dacus oleae* à diverses profondeurs dans des sols dont les particules sont de taille différente ; les larves mûres sont déposées à la surface cinq répétitions de 100 larves chacune dans chaque cas

Size of aggregates (mm)	Pupation depth (cm)							
	Sur-face	1	2	3	4	5	6	7
< 0.5	14.4	37.2	79.2	96.6	100	—	—	—
0.5-2.0	0	33.8	86.6	99.0	100	—	—	—
2.0-5.0	0	13.0	62.6	81.6	92	96.2	98.4	100

Discussion

Several tephritid species pupate in the soil in shallow depth (Christenson and Foote, 1960). Delmas and Thermes (1953) found that *C. capitata* pupated almost exclusively within the first 5 cm in the soil. Cavalloro and Delrio (1975a, b) reported similar pupation depths to those found in the present work, as well as to a similar effect on substrate moisture for *D. oleae* and *C. capitata*. In a dry substrate, however, they found deep pupation contrasted to our shallow pupation values. Deep pupation in our experiments occurred in intermediate to low moisture levels. Strict data comparison cannot be made because they did not test soils with lower than 4 p. 100 moisture, and besides the insects they used came from olives. The striking difference in the pupation depth between 0 p. 100, and 5 p. 100 (sand), or 25 p. 100 (sawdust) moisture levels indicate a sensitive to moisture mechanism. Various soil types did not show any difference in pupation depth in *C. capitata* (Cavalloro and Delrio, 1975b), while differences were detected in extreme soil types in the present work.

In testing the various substrates it was found that pupation depth varied considerably between similar substrates (rough sand, quartz sand ; fine soil, coarse soil), and different substrates and sawdust. Although there was a small difference in the granule composition between the two sands tested (table 1), rough sand allowed deeper pupation than quartz sand (cf. fig. 2, table 3) due to higher content of larger particles which allows easier penetration. Sawdust allowed the highest penetration, and it proved to be a very good substrate for pupation depth studies, since small differences in various test parameters show up clearly.

The present study was done with insects reared on artificial diets in the lab. Our results concerning overall pupation depth are similar to those reported by Cavalloro and Delrio (1975a) on wild insects. This indicates that lab rearing does not seem to have an effect on pupation behavior of *D. oleae*.

Pupation takes place in the first few centimeters in the soil, where the insects find ample oxygen. If it were on the surface, it would jeopardize the pupae from predators, parasites, or adverse climatic conditions. Surface pupation occurred exclusively in an experiment in which larvae were placed on sand and sawdust both saturated with

water. In such cases, as a survival mechanism, larvae do not enter the medium to avoid drowning. Deeper pupation than it was observed does not seem to be advantageous due to greater expenditure of energy required, to difficulty in larval penetration to, as well as to adult emergence from greater depths, and mainly to inadequate aeration. The final pupation depth is a combination of the appropriate substrate aggregate size, fluffiness, and moisture content. The latter seems to determine depth within the framework set by the soil texture and compactness in conjunction with oxygen supply. More moist, more compact, and finer substrates indicate fewer free spaces for better aeration (vz. oxygen) and as a consequence superficial pupation occurs. More compact and finer substrates present additionally more mechanical resistance to penetration. A probable mechanism underlying the afore described pupation behavior might rely on the action of mechano-, and hygroreceptors. Normal (submerged) pupation presumably requires stimulated mechanoreceptors. Hygroreceptors function within certain moisture limits. Above a certain moisture threshold (water saturation of substrates), larvae remain on the surface, and action of hygroreceptors seems to take over that of mechanoreceptors, which would dictate penetration. Non-stimulated hygroreceptors (dry substrates) are taken over by mechanoreceptors which direct the insects to superficial pupation (stimulated mechanoreceptors). Pupation also takes place with non-stimulated mechanoreceptors in dry sand, where mechanical resistance offered by the sand cannot be overcome. The effect of light has not been considered in the present study. Timing of adult emergence is controlled by a circadian clock (Tsitsipis, unpublished data) synchronized by light : dark cycles. Light, hence, is expected to play a role in the overall pupation behavior up to depths which can be reached by it.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Acknowledgments

The authors express their thanks to Dr. A. Economopoulos for useful criticism of the manuscript, to Mmes C. Merrou, C. Stassinoulia, to Mr. G. Kotretsos for assistance, and to Dr. E. Fytizas, and Mr. Ch. Chrysanthakopoulos for the french and german summaries.

We also thank Mrs. C. Panayotopoulou, Miss A. Anastopoulou and Mr. A. Kontogiannis for typing the manuscript, drawing the graphs, and photographing them respectively.

Résumé

Profondeur de l'enfouissement pour la pupaison de la Mouche de l'Olive, Dacus oleae (Diptera, Tephritidae) en relation avec les caractéristiques physiques des substrats.

La pupaison de la Mouche de l'Olive, *Dacus oleae*, a lieu soit dans l'olive, soit dans le sol ; dans ce dernier cas, la profondeur de l'enfouissement est conditionnée par plusieurs paramètres. On a examiné deux catégories de sable, de la sciure et cinq différents types de sol ; l'examen portait en outre sur l'influence de la température, de la teneur en eau, de la compacité et de l'état granulométrique du substrat.

La pupaison s'effectue dans les quelques premiers centimètres (moins de 10 cm), et des différences apparaissent seulement dans la couche superficielle, entre 1 et 3 cm de profondeur. Dans les sols secs, l'augmentation de la teneur en sable entraîne une pupaison quasi superficielle. De même, l'augmentation de l'humidité du sol impose le choix d'un site de la pupaison peu profond. Dans les sables secs ainsi que dans les sables et la sciure saturés d'eau, la pupaison s'effectue sur la surface du sol. Elle a

lieu beaucoup plus bas dans des substrats moins compacts ou à grains plus grossiers, les pupes les plus profondément enfouies sont observées dans la sciure. Les températures extrêmes examinées (30° et 10 °C) entraînent une pupaison à moins grande profondeur que les températures intermédiaires.

Zusammenfassung

Tiefe der Verpuppungsebene bei künstlich herrichteten Olivenfliegen Dacus oleae (Diptera, Tephritidae), wie sie sich von einigen physikalischen Kennzeichen des Verpuppungssubstrats beeinflussen lässt.

Die Olivenfliege *Dacus oleae* verpuppt sich entweder in der Olivenfrucht oder in der Erde. Manche Parameter determinieren die Tiefe der Verpuppungsebene. Es wurde mit zwei Sorten von Sand, mit Sägemehl und mit fünf verschiedenen Arten von Erde experimentiert, und zwar bei verschiedenen Feuchtigkeitsgrad, Temperaturen, Erdedichtheit, mit groben bis zu feiner Erde. Die Verpuppung geschah in den oberen Schichten (weniger als 10 cm Tiefe) und Differenzen wurden hauptsächlich in den oberen 1-3 cm beobachtet. In trockener Erde und bei zunehmendem Sandbestandteil geschah die Verpuppung entsprechend oberflächlicher. Bei niedriger Feuchtigkeit geschah die Verpuppung am tiefsten. Bei zunehmender Feuchtigkeit ergab es entsprechend stärkere Verpuppung in der oberen Schicht. In trockenen Sand, wie auch im Sand oder im Sägemehl mit Wasser gesättigt, geschah die Verpuppung ganz in der Oberfläche. Körnige wie auch weniger dichte Substrate erlaubten eine Verpuppung um einige cm tiefer. Im Gegenteil bei extremen Versuchstemperaturen (30 °C, 10 °C) wurde eine oberflächlichere Verpuppung als bei den mittleren Temperaturen festgestellt. Die im tiefsten beobachtete Verpuppung geschach im Sägemehl.

References

- CAVALLORO R., DELRIO G., 1975a. Osservazioni sulla distribuzione e sopravvivenza delle pupae di *Dacus oleae* Gmelin nel terreno. *Redia*, **56**, 167-175.
- 1975b. Fattori edafici influenzanti l'impupamento die *Ceratitis capitata* Wiedemann. *Boll. Lab. Entomol. agr. Portici*, **32**, 191-195.
- CHRISTENSON L. D., FOOTE R. H., 1960. Biology of fruit flies. *Ann. Rev. Entomol.*, **5**, 171-192.
- DELMAS H.-G., THERMES R., 1953. Sur la profondeur de pupaison de *Ceratitis capitata* Wied. *Rev. Path. vég. Ent. agric. Fr.*, **32**, 45-49.
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., CANARD M., 1978. Etude, pendant la période automnale, du rythme de sortie hors des fruits des larves du dernier âge de la mouche de l'olive *Dacus oleae* (Gmel.) (Diptera, Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 37-50.
- LAUDÉHO Y., LIAROPOULOS C., LOUSKAS C., 1975. Etude du stade pupal de *Dacus oleae* (Gmel.) au niveau du sol. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 265-268.
- MOORE I., 1959. A contribution to the ecology of the olive fly, *Dacus oleae* Gmel. Ph. D. Thesis, Hebrew Univ., Jerusalem.
- TSITSIPIS J. A., 1977. An improved method for the mass rearing of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel.) (Diptera, Tephritidae). *Z. angew. Entomol.*, **83**, 419-426.
- TZANAKAKIS M. E., 1964. Preliminary observations on the effect of certain light conditions on the pupation of the olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmelin) outside the fruit. *Z. angew. Entomol.*, **55**, 94-99.

Influence des facteurs biotiques sur la physiologie alimentaire des larves de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. mises en présence du puceron *Myzus persicae* Sulz.

I. — Action du nombre de proies.

A. FERRAN et M. M. LARROQUE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I.N.R.A.,
Centre de Recherches d'Antibes,
06602 Antibes

Résumé

L'élevage des larves âgées de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. en présence d'un nombre croissant de femelles aptères du puceron *M. persicae* (deux, cinq, dix, vingt et quarante par demi-journée) se traduit par une diminution de la durée de la période d'alimentation et de la durée totale du stade, un accroissement de la consommation totale, une augmentation du gain de poids au cours du stade. Pour les différentes rations alimentaires, la droite de corrélation entre la consommation cumulée et le poids des individus reste toujours linéaire mais la pente de cette droite subit d'importantes variations traduisant des différences dans les rendements alimentaires. Celui-ci est optimum pour vingt pucerons par demi-journée. Les larves sont capables d'ingérer une quantité de proies supérieure à leurs besoins, grâce, semble-t-il, à une moins bonne utilisation métabolique des aliments.

I. — Introduction

Dans un travail antérieur (Ferran, Larroque, 1977), nous avons mis en évidence que chaque stade larvaire de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. pouvait être caractérisé par une relation linéaire entre la consommation cumulée (C) et le poids (P) des individus qui s'exprime, pour une ration alimentaire de quarante pucerons par demi-journée et pour le dernier stade, par l'équation $C = 3,18 P - 27,82$. Cette relation est applicable dans l'intervalle de poids qui s'étend du poids à la mue au poids maximal atteint à la fin de la période alimentaire.

Nous nous proposons d'étudier, au niveau de ces larves (L4), le devenir de cette équation en fonction de la densité en proies. L'action de ce facteur biotique sur la consommation alimentaire des larves est connue : dans certaines limites, cette dernière augmente quand le nombre de pucerons offerts croît (Hodek, 1973, Mogi, 1969). Par contre, son influence sur l'évolution pondérale des stades pré-imaginaux n'a pas été prise en considération. Un certain nombre d'auteurs ont toutefois constaté que les adultes issus de larves soumises à des régimes alimentaires quantitativement diffé-

rents présentent, à l'émergence des poids variables (Ibrahim, 1955 ; Kaddou, 1960 ; Sundby, 1966). De même, les variations en fonction de la densité en proies de certaines caractéristiques physiologiques des larves, comme le rendement alimentaire, n'ont pas encore été précisées.

2. — Protocole

Des larves de dernier stade (L4) isolées dès la mue et se trouvant à jeûn ont été soumises jusqu'à leur fixation, à différentes densités en proies. Nous avons constitué cinq lots de trente-trois larves qui ont reçu, individuellement et toute leur vie, le même nombre de proies soit, deux, cinq, dix, vingt ou quarante pucerons par demi-journée. Cet essai a fait l'objet de trois répétitions successives contenant le même nombre d'individus.

La technique de sélection des larves ainsi que la méthodologie expérimentale sont identiques à celles décrites dans un travail antérieur (Ferran, Larroque, 1977). Nous nous contenterons d'en rappeler les grandes lignes.

La proie est constituée par des femelles aptères du puceron *Myzus persicae* Sulz. dont une population est maintenue, en permanence, dans les conditions du laboratoire.

Les larves de coccinelle qui proviennent aussi d'une souche de laboratoire sont élevées isolément dans des boîtes en plastique dont le couvercle est partiellement grillagé. Leur alimentation est renouvelée deux fois par jour ce qui détermine deux périodes alimentaires dont les durées sont, approximativement, de 8 h le jour et de 16 h la nuit.

A l'issue de chaque période alimentaire, nous estimons le nombre total de pucerons consommés par la différence entre le nombre initial de proies offertes et le nombre restant. A l'aide de plusieurs transformations qui ont été décrites dans une publication précédente (Ferran, Larroque 1977), ce chiffre nous permet de calculer la consommation alimentaire exprimée en milligrammes. La pesée des larves nous donne le poids final et le gain de poids (en mg) correspondant à cette consommation.

Cette expérience a été conduite dans les conditions abiotiques suivantes : température 23 °C (± 1 °C), humidité relative 60-70 p. 100, photopériode comportant 16 h d'éclairement.

3. — Les critères

En plus de la mortalité pendant la vie larvaire et nymphale, de la durée de la période d'alimentation et du stade, la connaissance de la consommation alimentaire et du poids des larves par demi-journée nous permet de définir les critères suivants :

a) Des éléments de poids parmi lesquels nous distinguerons : le poids maximal atteint à la fin de la période alimentaire, le gain de poids par stade qui est égal à la différence entre le poids maximal et le poids à la mue. A ceux-ci s'ajoute le poids des adultes à l'émergence.

b) Des éléments d'ingestion et d'utilisation des proies : nous étudierons successivement la consommation moyenne par demi-journée et son évolution dans le temps, la consommation moyenne totale et la consommation cumulée moyenne. Celle-ci

est calculée, à partir de la mue, en ajoutant à la quantité ingérée au cours d'une période d'alimentation déterminée, les consommations faites pendant les intervalles de temps antérieurs et en procédant ainsi jusqu'à la fixation des individus. L'utilisation des proies est représentée par le rendement alimentaire qui est égal au rapport multiplié par cent, entre le gain de poids et la consommation totale correspondante.

Les résultats portant sur l'ensemble des larves d'un lot sont exprimés par la moyenne et son intervalle de confiance au seuil 5 p. 100. Les comparaisons sont faites à l'aide du test de l'écart-réduit (ε).

4. — Résultats

Les quatre premières densités (deux, cinq, dix et vingt pucerons par demi-journée) correspondent à des conditions de sous-alimentation. La densité 40 assure aux larves un excédent alimentaire quelle que soit la longueur des intervalles de temps entre les contrôles.

4.1. — Les critères de temps et la mortalité (tabl. 1)

La durée moyenne de la période d'alimentation et celle du stade décroissent quand la quantité de pucerons disponibles augmente. Pour les larves recevant deux pucerons par demi-journée, le développement est particulièrement lent (17,70 jours)

TABLEAU 1

Durées moyennes de la phase alimentaire et du stade, mortalité des larves âgées (L4) de la coccinelle S. undecimnotata en fonction de la densité en proies

Critères	Nombre de pucerons par demi-journée				
	2	5	10	20	40
Durée moyenne de la phase alimentaire (en jours)....	17,70 ± 3,58	7,12 ± 0,32	5,20 ± 0,30	3,92 ± 0,13	3,89 ± 0,18
Durée moyenne du stade (en jours)	18,30 ± 3,84	7,64 ± 0,36	5,84 ± 0,27	4,72 ± 0,13	4,65 ± 0,15
Pourcentage de mortalité au niveau :					
1) des larves mobiles	70,6 p. 100	9,4 p. 100	3,0 p. 100	0	0
2) des larves fixées	40,0 p. 100	24,1 p. 100	3,1 p. 100	0	0
3) des nymphes	33,3 p. 100	0,0 p. 100	3,2 p. 100	0	0
Mortalité totale	88,2 p. 100	31,2 p. 100	9,1 p. 100	0	0

et correspond plus à une survie qu'à une croissance. Aux densités 20 et 40, ces deux critères ne sont pas significativement différents, l'écart-réduit (ε) est égal respectivement à 0,720 et 0,670.

Des résultats comparables ont été obtenus par Dixon (1959) chez *Adalia decempunctata* L., par Kaddou (1960) chez *Hippodamia quinquesignata* Kirby et par Smith (1965) chez *Anatis mali* Auct.

Dans le tableau 1 la mortalité est exprimée en pourcentage du nombre d'indi-

vidus présents au début de chaque stade considéré. Par contre la mortalité totale est calculée à partir du nombre initial de larves mises en expérience. On constate que la mortalité affecte les larves en croissance et les stades immobiles ultérieurs (larves fixées, nymphes). Très élevée à la densité 2, la mortalité totale décroît rapidement et s'annule aux densités 20 et 40.

En dépit de cette mortalité et quel que soit le nombre de pucerons fournis, quelques larves finissent par se nymphoser et donner des adultes. Ainsi à la densité 2, nous avons obtenu trois nymphes et deux adultes normaux mais de taille réduite. Cette possibilité qu'ont les larves de parvenir à l'état adulte dans des conditions de privation même très sévères, paraît assez générale chez les prédateurs. Elle a été mise en évidence chez *Coccinella septempunctata* L. (Hodek, 1957) chez *Pharoscymnus numidicus* Pic. (Kehat, 1968) et chez *Chrysopa carnea* Steph. (Sundby, 1966).

4.2. — Les critères de poids (tabl. 2)

L'évolution pondérale des larves dépend étroitement de la quantité de proies qu'elles reçoivent (fig. 1). Les larves soumises à la densité 2 présentent un gain de poids faible au cours de la période diurne et un amaigrissement non négligeable durant la nuit de sorte que le gain de poids par stade est extrêmement faible (tabl. 2). Dans les autres lots, cet amaigrissement décroît du fait de l'augmentation de la quantité de proies disponibles. A partir de la densité 20, la croissance est continue.

Par rapport à la densité 20, les larves recevant quarante aphides présentent un gain de poids plus important et atteignent un poids maximal supérieur (ϵ vaut respectivement 3,64 et 2,43).

Le poids des adultes varie dans le même sens que les critères pondéraux des larves jusqu'à la densité 20. Alors que le poids des femelles issues de larves élevées en

TABLEAU 2

Principaux résultats obtenus lors de l'élevage des larves âgées (L_4) de la coccinelle *S. undecimnotata* à différentes densités en proies (*Myzus persicae* Sulz.)

Critères	Nombre de pucerons offerts par demi-journée				
	2	5	10	20	40
1. Gain de poids moyen (en mg) ...	6,568 ± 0,800	10,616 ± 0,605	15,297 ± 0,792	23,527 ± 0,853	25,683 ± 0,943
2. Poids maximal atteint (en mg) ...	13,940 ± 1,174	17,243 ± 0,688	21,713 ± 0,927	30,664 ± 0,990	32,533 ± 1,203
3. Consommation totale moyenne (en mg)	42,843 ± 9,173	37,747 ± 0,855	49,410 ± 2,030	65,967 ± 2,172	81,250 ± 2,895
4. Rendement moyen	16,288 ± 4,435	28,531 ± 1,164	31,387 ± 2,083	35,733 ± 1,025	32,134 ± 0,978
5. Poids des adultes (en mg)	mâles ..	10,25 ± 0,974	12,171 ± 1,074	21,550 ± 1,011	23,860 ± 1,558
	femelles	10,12 ± 0,625	14,500 ± 1,382	24,889 ± 1,319	24,967 ± 1,527

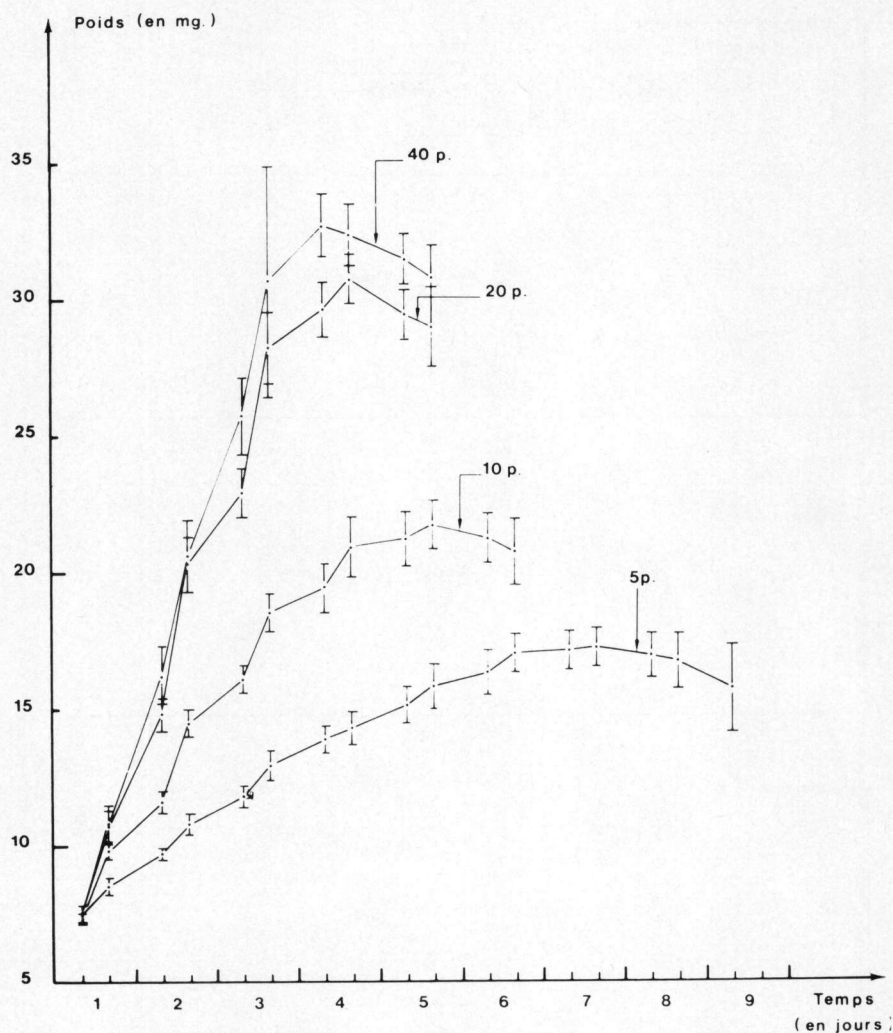


FIG. 1. — L'évolution pondérale des larves âgées (L_4) de la coccinelle *S. undecimnotata* recevant par demi-journée un nombre déterminé de femelles aptères du puceron *Myzus persicae* Sulz.

présence de vingt et quarante pucerons est identique ($\epsilon = 0,073$) celui des mâles provenant de larves ayant reçu quarante aphides est plus important ($\epsilon = 2,437$).

4.3. — Les critères d'ingestion et d'utilisation de la proie (tabl. 2)

Le rythme des prises alimentaires est profondément modifié par le nombre de pucerons qu'elles reçoivent (fig. 2). Aux faibles densités (2, 5, 10), les larves consomment toutes les proies qui leur sont offertes ; chez les larves recevant vingt pucerons, la consommation est totale uniquement durant l'intervalle nocturne. A quarante pucerons par demi-journée, il reste toujours des proies dans les boîtes au moment des contrôles. Dans l'ordre croissant des densités, les consommations biquotidiennes

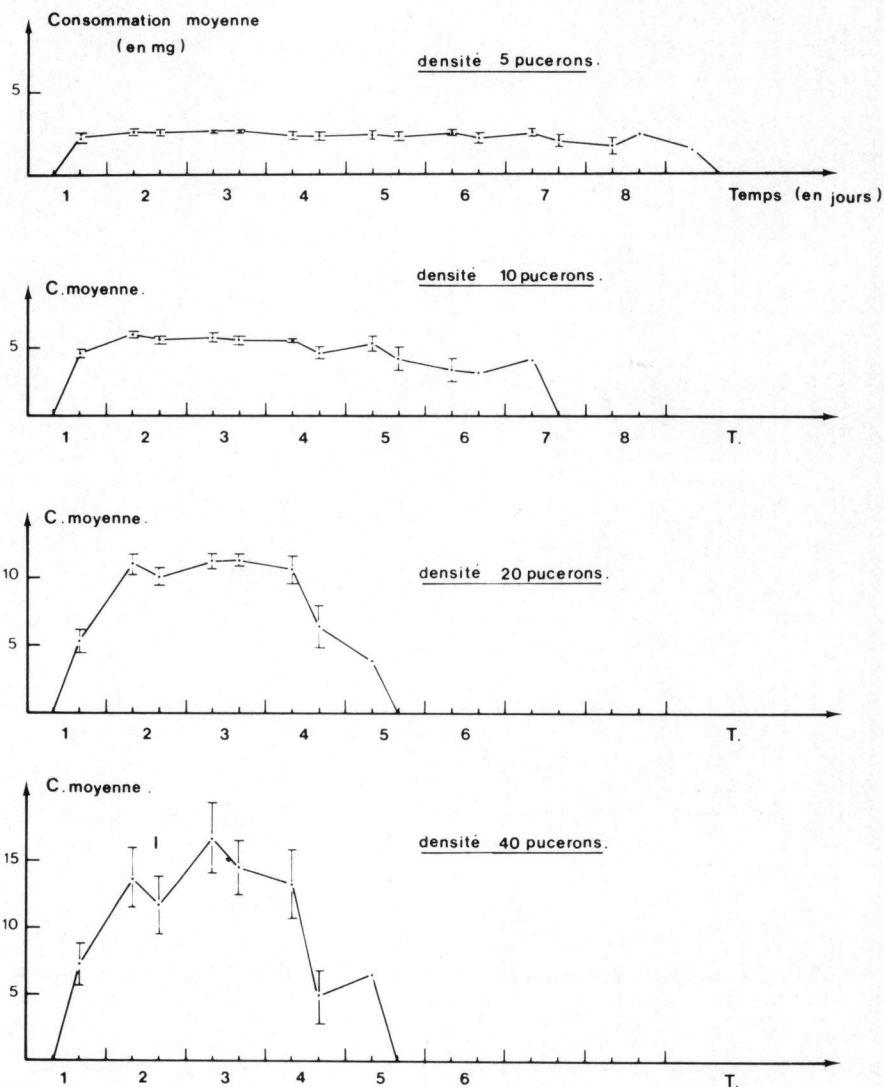


FIG. 2. — Evolution en fonction de la densité des proies de la consommation par demi-journée (en mg) chez les larves âgées de la Coccinelle *S. undecimnotata*.

atteignent des maxima qui valent respectivement 1,40 mg, 3,10 mg, 6,00 mg, 11,30 mg et 16,70 mg.

Du fait de l'allongement considérable du stade, les larves recevant deux pucerons présentent une consommation totale très nettement supérieure à celle d'individus soumis à cinq pucerons. Pour les densités supérieures, la consommation totale croît à nouveau, chaque valeur étant significativement différente des voisines.

Alors que le gain de poids et la consommation totale augmentent en même temps que la densité, le rendement alimentaire présente un maximum pour la densité 20 et des valeurs identiques pour les densité 10 et 40 (tabl. 2). Lorsque l'on compare les

densités 10 et 20, on constate qu'à un accroissement du gain de poids moyen de 8,95 mg (30,664 — 21,713) correspond une augmentation de la consommation de 16,56 mg (65,967 — 49,410) tandis que pour les densités 20 et 40, une augmentation du gain de poids moyen de 1,93 mg (32,593 — 30,664) provient d'une différence, au niveau de l'ingestion, de 15,283 mg (81,250 — 65,967). Par conséquent à la densité 40, un excès de proies conduit les larves à gaspiller les ressources alimentaires. Comme certains auteurs (Hodek, 1973) l'ont supposé, ce gaspillage pourrait résulter d'une moins bonne exploitation de chaque proie. En présence d'une ration pléthorique, les larves ne consommeraient pas les dépouilles des pucerons résultant de l'exodigestion et par voie de conséquence en attaqueraient un plus grand nombre. Bien que pour la densité vingt pucerons, les dépouilles semblent être plus systématiquement utilisées, cette hypothèse ne nous paraît pas suffisante pour expliquer l'importance de l'augmentation de la consommation à la densité 40. Hodek suppose également que les larves de coccinelles mises en présence d'une surabondance de proies, consomment des quantités très nettement supérieures à celles correspondant à leurs besoins de croissance. D'après nos résultats, cette réponse est rendue plausible grâce aux fluctuations que peut subir le rendement alimentaire. Dans ces conditions trophiques, les larves augmentent leur consommation mais l'utilisation métabolique des aliments décroît puisque le gain de poids ne varie pas dans les mêmes proportions (tabl. 2).

Cet accroissement de l'ingestion par des larves mises en présence d'une ration alimentaire excédentaire est toutefois relativement limité. Dans notre essai, les larves recevant vingt pucerons consomment 65,967 mg, celles mises en présence d'une quantité double (quarante proies) ingèrent 81,250 mg soit 1,246 fois plus que les précédentes.

La consommation de vingt pucerons apparaît comme étant la ration qui se traduit par une utilisation physiologique optimale des proies ingérées. Alors qu'à cette densité, les larves doivent ingérer 2,804 mg de pucerons pour accroître leur poids d'un milligramme (65,967 : 23,527), aux densités 10 et 40, elles doivent consommer respectivement 3,230 mg (49,410 : 15,297) et 3,139 mg (81,250 : 25,883) de matières fraîches pour présenter le même gain de poids (tabl. 2).

Nous avons constaté dans cet essai que les vingt pucerons sont consommés en 8 h environ. Durant la phase alimentaire nocturne qui dure 16 h approximativement, les larves qui s'alimentent d'une manière continue durant le nyctémère, subissent une période de jeûne de 8 h environ. Bien que cette privation paraisse freiner la croissance pondérale des larves par rapport à une ration *ad libitum*, elle pourrait avoir un effet bénéfique sur l'utilisation métabolique des proies. Cette conclusion paraît être confirmée par les résultats obtenus à la densité 10. Le rendement alimentaire est équivalent à celui de la densité 40 bien que la durée de la période de jeûne soit encore plus longue.

A ces modifications subies par le rendement alimentaire en fonction de la densité, correspondent des équations linéaires différentes entre la consommation cumulée moyenne et le poids des individus :

- densité 2 $C = 5,414 P. - 41,725$ ($r = 0,995$)
- densité 5 $C = 3,609 P. - 29,506$ ($r = 0,985$)
- densité 10 $C = 3,160 P. - 26,336$ ($r = 0,983$)
- densité 20 $C = 2,744 P. - 24,017$ ($r = 0,987$)
- densité 40 $C = 2,964 P. - 25,465$ ($r = 0,993$).

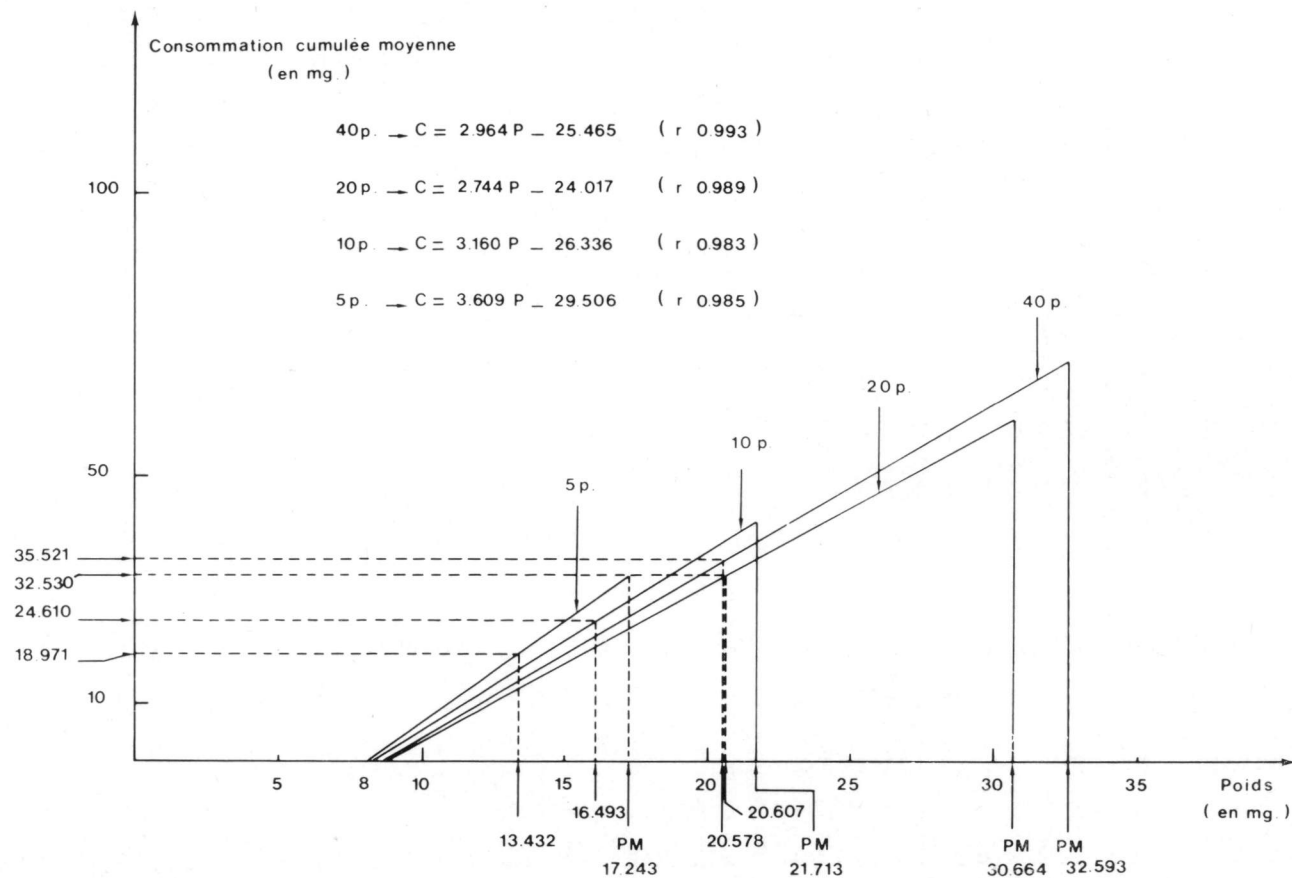


FIG. 3. — Variation des relations linéaires entre la consommation cumulée moyenne et le poids moyen des individus en fonction de la quantité alimentaire offerte aux larves âgées (L_4) de la coccinelle *S. undecimnotata*.

A l'exception des relations correspondant aux densités 2 et 20 (fig. 3), les trois autres sont assez voisines de celles établies dans un travail antérieur :
 $C = 3,180 P. - 27,82$.

5. — Conclusions

En réponse à la densité en proies, les larves de la coccinelle *S. undecimnotata* témoignent, comme d'autres espèces, d'aptitudes assez remarquables qui militent en faveur de leur utilisation en lutte biologique. Dans une population de larves soumises à des privations alimentaires sévères qui peuvent se produire dans le milieu naturel, certains individus parviennent à achever leur développement et à donner des adultes qui d'après certains auteurs sont fertiles. Les larves de cette coccinelle font preuve d'une plasticité alimentaire qui leur permet de s'adapter aux fluctuations numériques de la proie. Mises en présence d'une quantité excessive de pucerons, elles sont capables, dans certaines limites, d'augmenter leur consommation alimentaire. Elles utilisent pour cela deux processus : une moins bonne exploitation de la proie par suppression dans le comportement alimentaire de la séquence correspondant à l'ingestion de la dépouille du puceron, une moins bonne utilisation métabolique des aliments qui se traduit par une diminution des rendements alimentaires.

Les larves âgées de cette coccinelle se caractérisent, pour la densité « vingt pucerons par demi-journée », par une utilisation métabolique des proies optimales et, par conséquent, par un rendement alimentaire supérieur à celui obtenu en présence de ressources alimentaires excédentaires. Soumises à cette contrainte trophique (densité 20), les larves subissent une courte période de jeûne dont l'effet sur le rendement alimentaire reste à préciser.

Du point de vue lutte biologique le rendement obtenu avec la densité « quarante pucerons par demi-journée » est le plus intéressant. Il a été déterminé, en effet chez des larves qui ont présenté une consommation alimentaire maximale en réponse à des quantités pléthoriques de proies et qui font preuve de caractéristiques pondérales normales même si ces dernières n'ont pas augmenté, en fonction de la densité, proportionnellement à la consommation.

Quel que soit le nombre de proies offertes aux larves, la corrélation linéaire entre la consommation cumulée moyenne et le poids des individus persiste. Toutefois la pente de l'équation subit des modifications selon la densité en proies.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Summary

*Influence of biotic factors on the alimentary physiology of larvae of the coccinella *Semiadalia undecimnotata* Schn. brought together with the aphid *Myzus persicae* Sulz.*

I. Effect of the prey number.

The rearing of aged larvae of the coccinella *Semiadalia undecimnotata* Schn. in presence of a growing number of apterous females of the aphid *M. persicae* (2, 5, 10, 20 and 40 in half a day) has resulted in a reduction of the feeding period and of the total duration of the stage, in an increase of the total consumption and of the weight gain during the instar. For the different food intakes the correlation line between the cumulated consumption and the weight of the insects always remain linear but the slope of this line undergoes important variations expressing differences in the alimentary yields. The latter is optimal for 20 aphids in half a day. The larvae are able to ingest an amount of preys superior to their needs through a less good metabolic utilization of the food.

Références bibliographiques

- DIXON A. F. G., 1959. An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* L. *J. Anim. Ecol.*, **28**, 259-281.
- FERRAN A., LARROQUE M. M., 1977. Etude des relations hôte-prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. Coccinellidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9** (4), 665-691.
- HODEK I., 1957. The larval food consumption of *Coccinella 7 punctata*. *Zool. listy*, **6**, 3-11.
- HODEK I., 1973. Biology of Coccinellidae (Publ. Dr W. Junk N. V.). Academy of Sciences, Prague, 260 p.
- IBRAHIM M. M., 1955. Studies on *Coccinella undecimpunctata aegyptiaca* Reiche. 2. Biology and life-history. *Bull. Soc. ent. Egypte*, **39**, 395-423.
- KADDOU I. K., 1960. The feeding behaviour of *Hippodamia 5 signata* (Kirby) larvae. *Univ. Calif. Publ. Ent.*, **16**, 181-230.
- KEHAT M., 1968. The feeding behaviour of *Pharoscymnus numidicus* (Coccinellidae) predator of the datepalm scale *Parlatoria blanchardi*. *Entomologia exp. appl.*, **11**, 30-42.
- MOGI M., 1969. Predation response of the larvae of *Harmonia axyridis* Pallas (Coccinellidae) to the different prey density. *Jap. J. appl. Ent. Zool.*, **13**, 9-16.
- SMITH B. C., 1965. Differences in *Anatis mali* Auct. and *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake to changes in the quality and quantity of the larval food *Can. Ent.*, **97**, 1159-1166.
- SUNDBY R. A., 1968. Some factors influencing the reproduction and longevity of *Coccinella septempunctata* L. (Col. Coccinellidae). *Entomophaga*, **13**, 197-202.
-

Lâchers expérimentaux de Chrysopes et d'Hyménoptères parasites sur pucerons en serres d'aubergines.

J. P. LYON

avec la collaboration technique d'Anne-Marie LAVERGNE et Martine VERNIERS
Station de Zoologie et de Lutte Biologique, I. N. R. A.
Centre de Recherches d'Antibes, 06602 Antibes

Résumé

En culture expérimentale d'Aubergines « Bonica » greffées sur tomate K. N. V. F., les pullulations aphidiennes sont limitées à un niveau compatible avec une production satisfaisante aux plans qualitatif et quantitatif, par des lâchers hebdomadaires d'insectes aphidiphages, en l'absence d'intervention chimique. Pendant 14 semaines, durée de l'infestation aphidienne, un essai hebdomadaire est effectué en vue de comparer l'efficacité de deux espèces de Chrysopes (*Chrysopa perla*, *C. formosa*) lâchées selon différentes modalités, seules ou en association avec *Aphelinus asychis*. Durant cette même période, la serre de référence voisine, laissée sans intervention, est rapidement soumise à des pullulations d'une telle ampleur qu'elle nécessite un traitement au pirimicarbe pour sauvegarder la culture. Les relevés portent sur l'évolution des populations de pucerons et d'auxiliaires dans le temps et dans l'espace, en fonction des interventions biologiques, de la phénologie de la plante, et des données concernant le milieu (Climat, Echanges avec l'Environnement).

Introduction

L'aubergine est, comme le poivron, très favorable à l'installation et à la multiplication des pucerons en serre, avec cependant des différences variétales : « Violette longue » étant plus sensible que « New York » et « Baluroi » plus infestée que « Bonica » dans nos précédentes cultures (J. P. Lyon, 1973a, 1977).

Les espèces dominantes sont les mêmes que sur poivron, l'ordre d'apparition des pucerons étant généralement le suivant : *Myzus persicae* Sulz. puis *Macrosiphum euphorbiae* Thos. et *Aulacorthum solani* Kltb. et enfin *Aphis gossypii* Glov. Les principaux dégâts sont liés à la colonisation des fleurs, qui provoque la coulure, à l'infestation des jeunes fruits et à la production de miellat par les pucerons vivant sur les parties supérieures de la plante, spécialement *M. euphorbiae* (J. P. Lyon, 1976). Ce miellat provoque très rapidement l'apparition de fumagine qui recouvre les feuilles et nuit à la présentation des fruits. Au cours de précédentes cultures expérimentales, nous avons observé que l'installation spontanée de différents auxiliaires (notamment Aphidiides, Syrphes et Coccinelles) était insuffisante ou trop tardive pour empêcher la pullulation des pucerons et qu'en l'absence d'intervention, ceux-ci atteignaient très rapidement des

niveaux de populations de l'ordre de plusieurs dizaines de milliers sur les plantes les plus infestées, entraînant souvent une destruction partielle de la végétation avec brûlures et chute des feuilles. Un renforcement des populations d'auxiliaires s'avère donc souhaitable si l'on veut éviter les inconvénients liés à l'utilisation excessive des traitements chimiques (résidus, phytotoxicité, apparition de lignées résistantes, pullulations secondaires d'acariens).

Dans ce domaine, nous avons obtenu certains résultats positifs avec les parasites : acclimatation en serre de *Lysiphlebus testaceipes* Cresson sur *Aphis gossypii* à Valbonne, utilisation d'unités mobiles de production pour l'introduction d'*Aphelinus asychis* Walk. Nous avons aussi constaté que ces parasites ne suffisaient pas toujours à juguler les populations de pucerons si on ne leur associait pas des prédateurs de choc tels que les chrysopes. De plus l'aubergine paraît poser des problèmes plus complexes que le poivron sur lequel on parvient à un véritable nettoyage de la plante par les auxiliaires (J. P. Lyon, 1973a, 1976). L'aubergine se prête plus facilement que le poivron à diverses interventions (chocs thermiques, suppression des feuilles basses infestées) en combinaison avec la lutte biologique (J. P. Lyon, 1976 ; J. M. Rabasse, 1976). Nous nous attacherons donc dans le présent travail à examiner l'évolution spatio-temporelle des populations de pucerons et d'auxiliaires au cours d'une série de lâchers expérimentaux de Chrysopes utilisées tout d'abord seules, puis en association avec *A. asychis*.

1. — Matériels et méthodes

1.1. — Conduite de la culture

Les essais sont réalisés dans les serres expérimentales de l'Insectarium de Valbonne, situé à 14 km d'Antibes.

La serre où ont eu lieu les lâchers comporte deux compartiments de 9 m de long sur 5,4 m de large, équipés d'un système de chauffage qui assure une température supérieure à 16 °C (température minimale tolérée par l'aubergine) et d'un système d'aération automatique qui se déclenche à 27 °C. L'irrigation localisée est assurée par un système automatique réglé pour apporter 1,6 l d'eau par plant et par jour au moyen d'un goutteur pour deux plants d'aubergine.

Des serres voisines de dimensions sensiblement identiques et cultivées de la même façon servent de cultures de référence, l'une d'elles faisant l'objet de contrôles réguliers (serre « Témoin »).

Le greffage de l'aubergine (variété « Bonica ») sur tomate KNVF résistante au Corky root, aux Nématodes, à la verticilliose et à la fusariose, permet de limiter les problèmes phytosanitaires. La plantation se fait en quatre lignes de dix-neuf pieds, espacées de 1 m pour chaque compartiment.

La conduite de la culture se fait selon le principe de la taille à un bras (Odet, 1973) selon lequel on ne conserve qu'un rameau principal, étêté à 1,80 m. Toutes les feuilles du rameau principal sont comptées à partir de la feuille 0 située immédiatement au-dessous du premier bouquet floral, c'est-à-dire + 1, + 2, + 3... pour les feuilles situées au-dessus et - 1, - 2, - 3... pour les feuilles basses situées sous la feuille de référence (Onillon *et al.*, 1976). Les fleurs apparaissent en général toutes les deux feuilles notées 0, 2, 4, 6 (fig. 4).

Les rameaux secondaires partent à l'aisselle des feuilles situées immédiatement sous les bouquets floraux. Leurs feuilles sont numérotées à partir du rameau principal vers l'extrémité, chaque rameau étant taillé après la feuille succédant au deuxième bouquet floral qu'il porte.

Le calendrier des opérations culturales comporte :

— la mise en place des plants	16.3.1977
— le palissage des plants	29.3.1977
— la première opération hebdomadaire de taille	5.4.1977
— la première récolte hebdomadaire	5.5.1977
— la dernière récolte	13.7.1977

Les analyses de sol faisant apparaître une grande richesse en azote total et matières organiques, en phosphore assimilable, ainsi qu'en potasse et magnésie échangeables, aucune fertilisation chimique n'a été effectuée afin d'éviter l'excès de salinité (> 2 , 2 p. 100).

1.2. — La conduite de l'expérimentation

Dans une serre expérimentale, nous tentons de maintenir les populations de pucerons dans des limites acceptables pour une production commerciale d'aubergines, au moyen d'une introduction précoce d'*Aphelinus asychis* Walk. et de lâchers hebdomadaires de Chrysopes provenant d'élevages de masse.

Les serres voisines, sensiblement identiques et cultivées de manière similaire, servent de cultures de référence. Les relevés effectués dans l'une d'elles, dite « Serre témoin », nous permettent d'établir une courbe donnant une idée de l'ampleur des pullulations en l'absence de lâchers.

La serre menée en « Lutte biologique » est partagée en deux compartiments, eux-mêmes divisés en deux parcelles comportant chacune deux lignes de dix-neuf pieds. Ce dispositif permet de comparer deux espèces de chrysopes, à raison de deux parcelles par espèce, situées en quinconce l'une par rapport à l'autre : les lignes A, B et G, H, sont réservées aux lâchers de *Chrysopa formosa*, les lignes C, D et E, F aux lâchers de *C. perla* (fig. 1). L'introduction d'*Aphelinus asychis* a lieu en une fois, le 27 avril, au centre de chaque compartiment. Durant les deux premiers mois d'infestation par les pucerons, les chrysopes sont lâchées au sommet de chaque pied, et au deuxième stade larvaire, ce qui assure après chaque intervention hebdomadaire une action prédatrice étalée sur une semaine, jusqu'à la nymphose. Les adultes en résultant se dispersent rapidement et s'évadent de la serre sans s'y reproduire ni avoir d'action prédatrice notable dans nos conditions expérimentales, sauf à la fin de la culture. Aussi chacun des huit premiers lâchers peut être traité comme un essai distinct : la densité du lâcher est déterminée en fonction de l'évolution des populations de pucerons subsistant après l'intervention précédente, l'objectif étant de maintenir l'infestation au-dessous des seuils de 125 (5³) pucerons par pied en moyenne et 625 (5⁴) pucerons environ pour les plantes les plus attaquées. Notre hypothèse est que ces seuils nous laissent un délai d'une semaine au moins pour intervenir avec un nouveau lâcher sans risquer de dommages irréversibles pour la végétation.

A partir du 1^{er} juin, la température étant favorable à un développement rapide des jeunes stades nous remplaçons les lâchers de larves par des introductions d'œufs

sur un support de cellophane dans une parcelle sur deux, l'autre parcelle recevant toujours des larves L_2 .

TABLEAU 1
Calendrier des interventions biologiques

Date	Densité	Lâchers <i>C. formosa</i>		Lâchers <i>C. perla</i>	
		Parcelle A, B	Parcelle G, H	Parcelle C, D	Parcelle E, F
6.4	Nbre L_2 /pied	1	1	1	1
13.4	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/5	1/5	1/5	1/5
20.4	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10	1/10	1/2	1/2
27.4	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10	1/10	1/5	1/5
4.5	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10	1/10	1/10	1/10
11.5	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10	1/10	1/20	1/20
18.5	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/15	1/15	1/30	1/30
25.5	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/20	1/20	1/20	1/20
1.6	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10	1/10	1/10	1/10
1.6	Nbre œufs/pied		50		50
8.6	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10		1/10	
8.6	Nbre œufs/pied		50		50
15.6	Nbre L_2 /nbre pucerons ..	1/10		1/10	
15.6	Nbre œufs/pied		50		50

Les contrôles hebdomadaires concernant la phénologie des plantes, les aphides et leurs ennemis, portent sur 18 semaines de culture. Les notations phénologiques portent sur la taille des plantes, le nombre et la disposition des feuilles, des rameaux, des fleurs et des fruits. Elles sont effectuées sur cinq pieds tirés au hasard et marqués pour chaque rangée, soit environ un pied sur quatre. Les pucerons étant présents en serre durant 14 semaines, leur dénombrement est effectué sur tous les pieds durant les 7 premières semaines et seulement sur une plante sur quatre (pied marqué) les 7 semaines suivantes, la population étant plus importante et plus homogène. Les aphides et leurs ennemis sont comptés et laissés en place, en prenant note de leur position sur la plante lorsqu'il s'agit des pieds marqués dont les organes sont numérotés. Bien que les pucerons soient dénombrés avec exactitude, nous avons, pour l'établissement du schéma de répartition dans la serre (fig. 1), regroupé les données par classe en fonction des puissances de cinq. Pour les autres graphiques et pour les calculs, ce sont les chiffres réels résultant des comptages qui sont utilisés.

2. — Résultats

2.1. — Evolution des populations de pucerons

L'infestation débute de manière assez similaire dans la serre « lutte biologique » et dans les serres voisines. La date d'arrivée des pucerons est sensiblement la même, avec toutefois une semaine d'avance pour la serre « témoin ». L'arrivée de *M. persicae* précède *M. euphorbiae* d'une semaine environ dans les différentes cultures. L'importance des populations initiales est très comparable : dans les serres « lutte

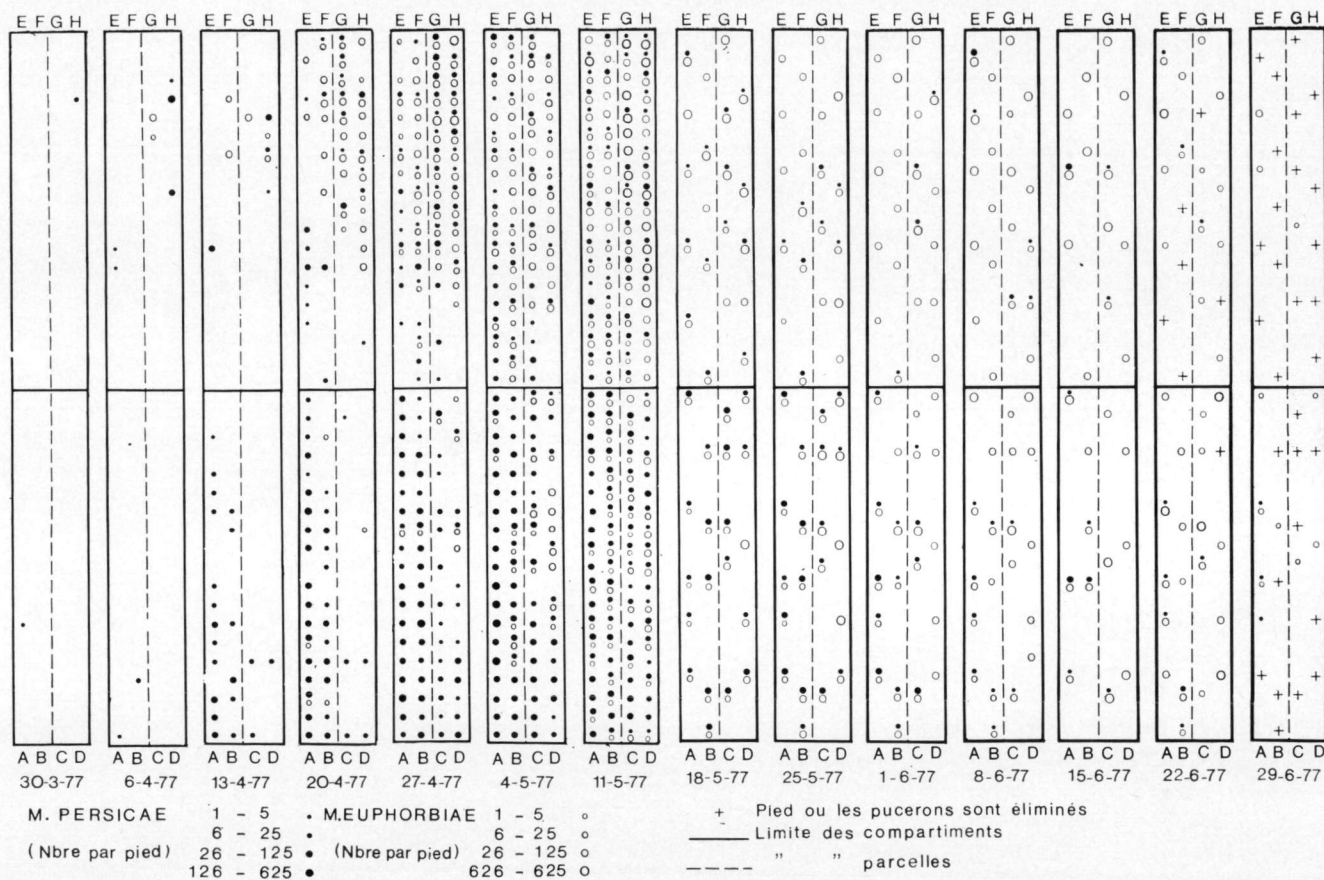


FIG. 1. — Répartition spatiale des pucerons dans la serre « Lutte biologique ».

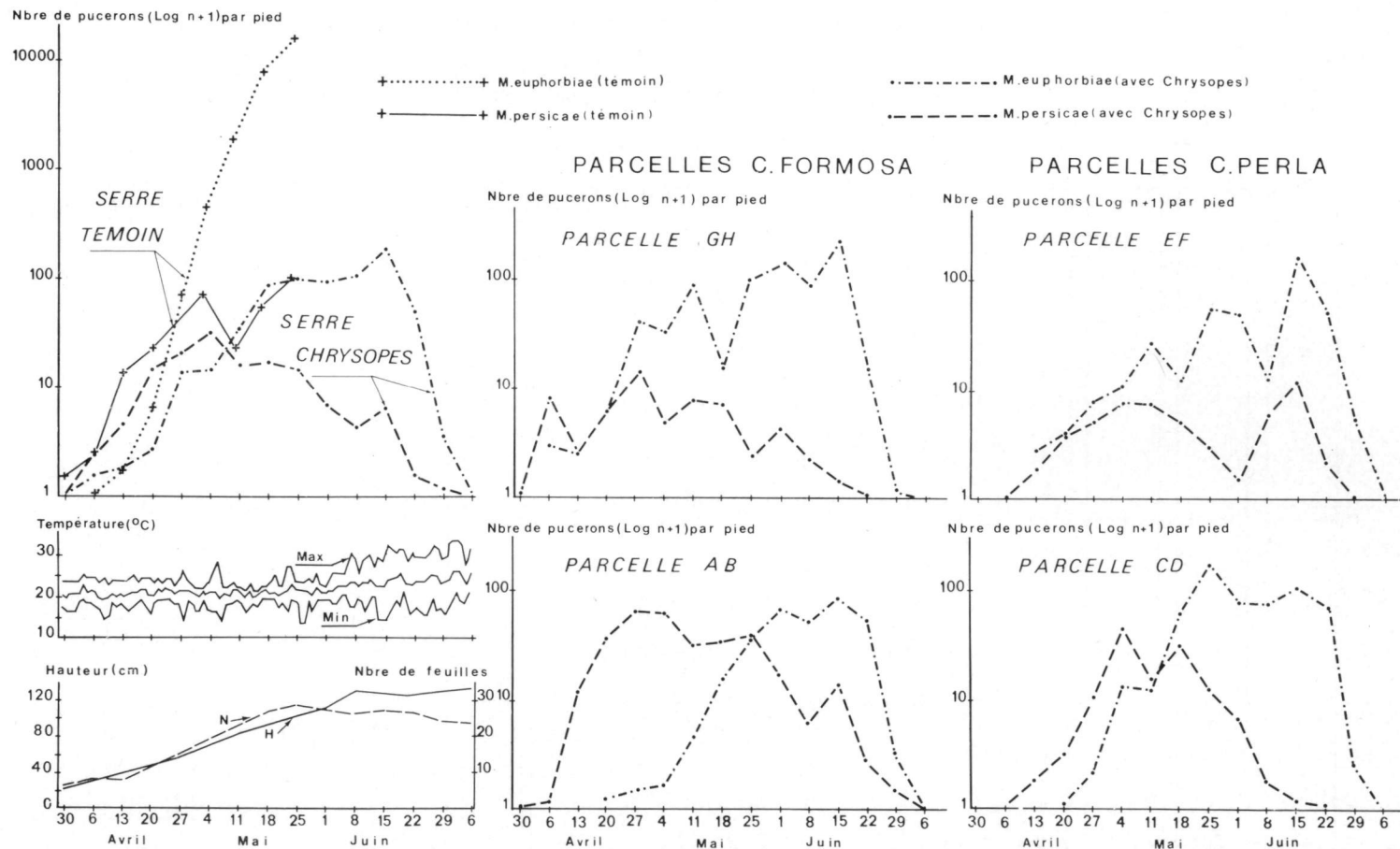


FIG. 2. — Evolution de l'infestation aphidienne, de la température et de la phénologie.

biologique » et « Témoin », les moyennes par pied sont respectivement, 1,8 et 1,7 aux 5-6 avril pour *M. persicae*, 0,87 et 1,2 aux 12-13 avril pour *M. euphorbiae*.

La répartition spatiale présente au début les mêmes caractères quelle que soit la serre : évolution à partir de foyers. Mais rapidement apparaît une plus grande homogénéité dans la serre « lutte biologique » (fig. 1) en même temps que la croissance est freinée par les premiers lâchers de prédateurs (fig. 2).

Dans la serre « lutte biologique » (fig. 1) la répartition spatiale devient de plus en plus homogène jusqu'au 4 mai, date à laquelle la croissance de la population est arrêtée par les auxiliaires. Chaque plante porte alors dix à trente *M. persicae* en moyenne, selon les parcelles. L'infestation de *M. euphorbiae* ne devient générale que le 11 mai, date à laquelle elle atteint douze à quatre-vingt-dix pucerons par plante en moyenne, selon les parcelles. La progression des populations de *M. euphorbiae* subit un premier coup d'arrêt le 18 mai, avec une moyenne de cinquante à cent cinquante pucerons par plante : l'homogénéité atteint alors son maximum, et les comptages ne sont plus effectués qu'à raison d'un pied sur quatre.

La répartition spatiale dans les serres voisines est beaucoup plus hétérogène : ainsi le 13 avril, la moitié de la serre « témoin » proche de l'entrée est entièrement infestée alors que le fond de la serre est pratiquement indemne et cette hétérogénéité reste très forte jusqu'au 25 mai, date après laquelle un traitement est effectué pour sauvegarder la culture : les populations atteignent alors dix-huit mille pucerons par pied en moyenne, avec des plantes portant plus de soixante mille pucerons.

L'homogénéisation observée dans la serre « lutte biologique » est la résultante de deux effets : d'une part, les prédateurs abaissent drastiquement le niveau des populations sur les plantes les plus infestées ; d'autre part leur comportement détermine une réaction de « fuite » ou de chute des pucerons et leur dispersion sur d'autres organes ou d'autres plantes. Ces déplacements sont très marqués chez *M. euphorbiae* dont les adultes sont particulièrement mobiles et se laissent très fréquemment tomber lorsqu'ils sont attaqués par une larve de chrysope.

Durant les 4 dernières semaines, on observe dans la serre « lutte biologique » une diminution de l'homogénéité des populations de *M. persicae* qui disparaît complètement de certains pieds. En revanche *M. euphorbiae* présente une légère recrudescence et reste très largement réparti jusqu'au 22 juin, date à laquelle un certain nombre de feuilles infestées sont éliminées avec les rameaux qui ne portent plus de fruits (fig. 4). La population aphidienne chute alors brusquement en même temps que le nombre de feuilles diminue (fig. 2 et 4) et que l'action des prédateurs se trouve concentrée sur les pucerons qui subsistent.

Les diagrammes de distribution des populations (fig. 3) sont assez semblables pour *M. persicae* et *M. euphorbiae*. En début d'infestation de la serre « Lutte biologique », ces diagrammes évoquent l'allure d'une distribution de Poisson avec des effectifs très élevés dans les classes correspondant aux plantes non infestées ou nouvellement infestées. Vers le 11 mai, en revanche, apparaissent deux modes bien distincts, l'un correspondant aux plantes nouvellement infestées ou recontaminées par les individus qui se déplacent, l'autre correspondant aux plantes chez lesquelles l'infestation est maintenue par la prédation au niveau de cent cinquante pucerons environ pour chacune des deux espèces. A partir de cette date, seules figurent sur le diagramme les données concernant *M. euphorbiae*, à l'exception de quelques plantes portant trois cents à six cents pucerons par pied. La tendance au regroupement de la majorité

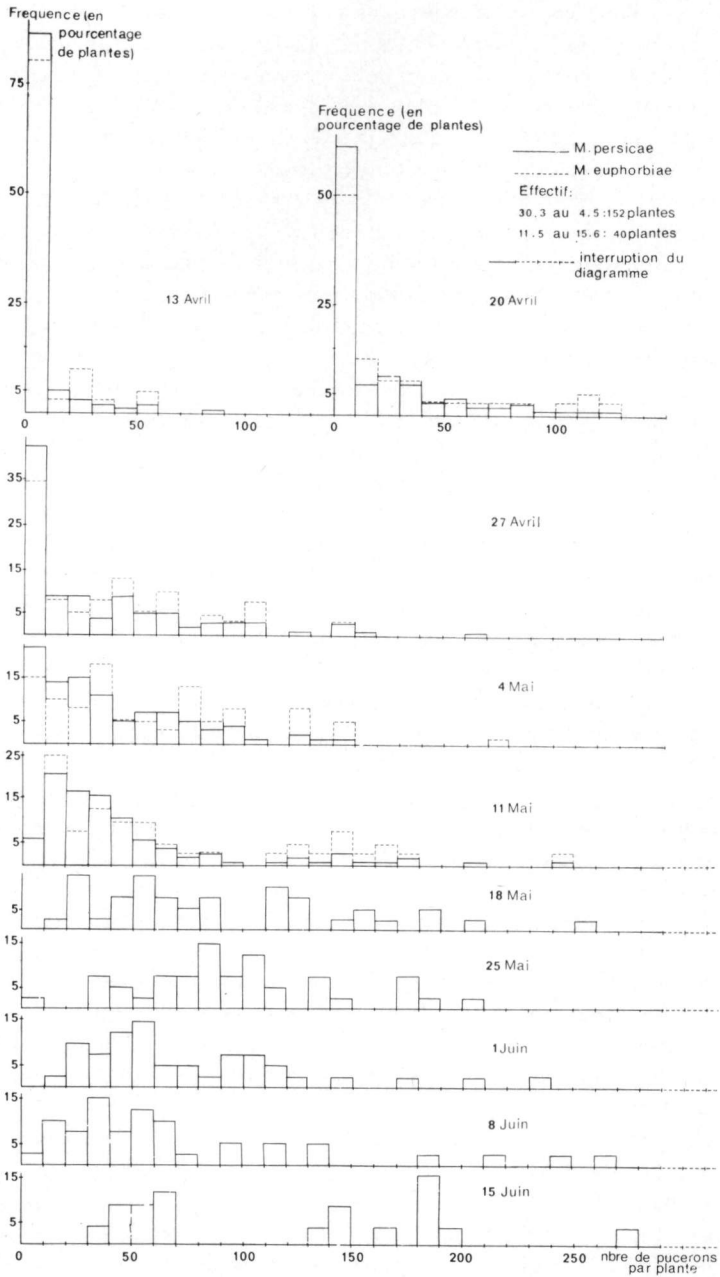


FIG. 3. — Evolution de la distribution des populations de pucerons en serre biologique.

des données autour d'un mode unique correspond à la diminution du nombre de plantes non — ou faiblement — contaminées et à l'évolution de l'équilibre pucerons — prédateurs vers un niveau d'infestation de plus en plus bas (cent à cinquante pucerons par plante).

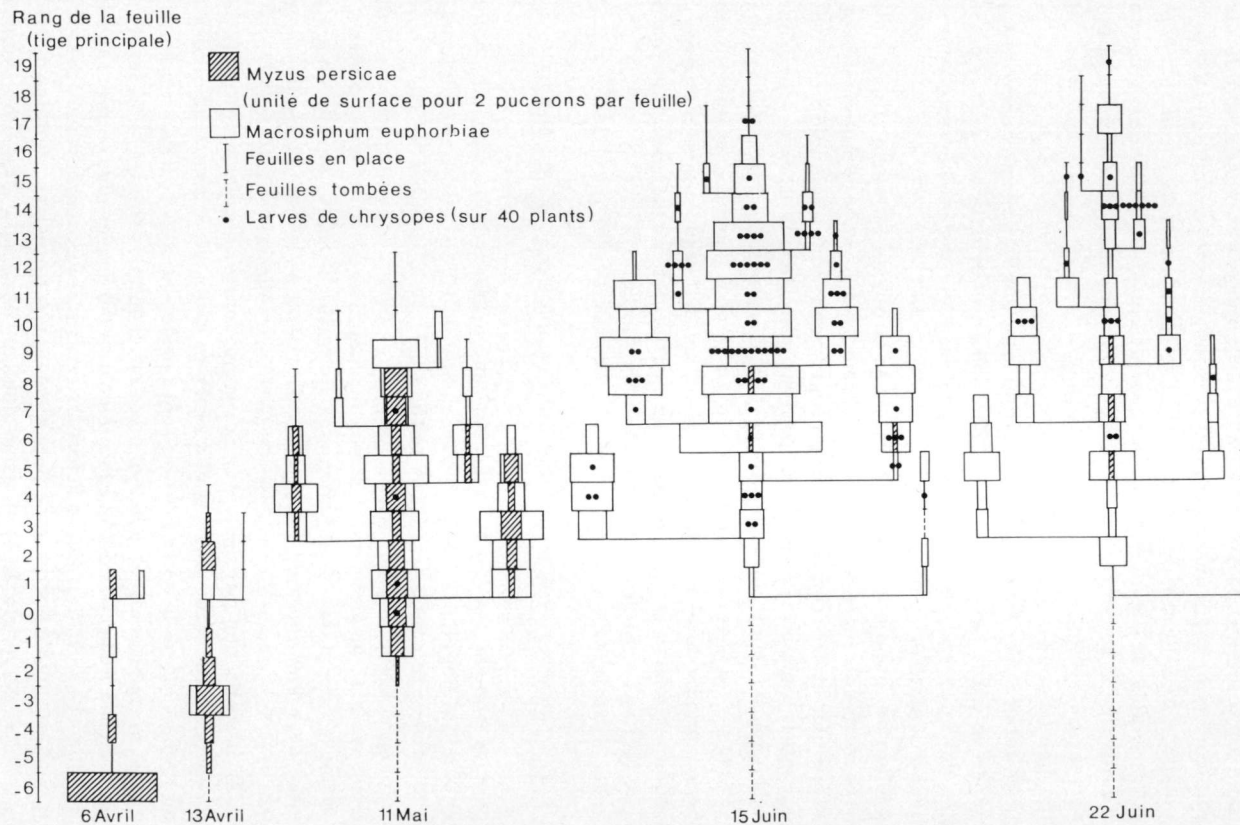


FIG. 4. — Répartition des populations de pucerons selon le niveau foliaire (Plant moyen « lutte biologique »).

L'évolution spatio-temporelle des pucerons sur la plante présente en début d'infestation les mêmes caractères dans la serre lutte biologique (fig. 4) que dans les serres voisines. Une très forte proportion de pucerons se trouve regroupée sur un nombre limité de feuilles basses (80 p. 100 sur deux feuilles seulement dans la serre lutte biologique). Il suffirait de pincer ces feuilles destinées à tomber, avant la migration des pucerons pour supprimer une part importante des foyers aphidiens. Après les premiers lâchers, on constate que les pucerons se répartissent de façon relativement égale sur l'ensemble des feuilles du rameau principal et des rameaux secondaires (fig. 4, 11 mai), alors que dans les serres voisines laissées sans intervention, apparaissent d'énormes pullulations localisées souvent aux feuilles basses pour *M. persicae*, aux feuilles hautes pour *M. euphorbiae*.

En fin de culture (fig. 4, 15 juin) la répartition des populations de pucerons subit à nouveau une évolution très rapide du fait de l'ablation normale des feuilles basses et de certains rameaux secondaires devenus inutiles ; *M. euphorbiae* reste cependant réparti sur l'ensemble de la plante.

L'évolution des populations aphidiennes dans la serre « lutte biologique » diffère donc, par rapport à la serre témoin, par le niveau, qui à son maximum est cent fois moins élevé, et par la répartition, qui est plus homogène tant sur un plan vertical que sur un plan horizontal. Aucun dégât ne peut être imputé aux aphides, les pieds les plus atteints n'ayant jamais porté plus de six cents pucerons environ ni subi d'infestation importante sur les organes sensibles tels que les jeunes fleurs. Le rendement moyen des plantes sur une période de deux mois (début mai-début juillet), est d'environ 2 kg de fruits commercialisables, ce qui est assez proche des normes de l'Invuflec pour cette variété (2,3 kg) dans des conditions de lutte chimique.

2.2. — Influence de la température sur l'équilibre pucerons-prédateurs

La période chaude du 7 mai, avec des températures dépassant 30°, coïncide avec une chute des populations de *M. persicae*, tant dans la serre « lutte biologique » que dans la serre « témoin » (fig. 2). A partir du 15 juin, on observe dans la serre « lutte biologique » une rapide disparition de *M. persicae* puis de *M. euphorbiae*. Durant cette période, la moyenne des maxima dépasse 30° avec des pointes à 32° et 35 °C et les températures se maintiennent au-dessus de 30 °C durant 6 h par jour en moyenne, avec une chute de l'hygrométrie à 50-60 p. 100 H. R. Or la fécondité de *M. persicae* à température constante de 30 °C est nulle selon Barlow (1972) et De Reggi (1972). Il n'est donc pas exclu que ces températures élevées aient contribué à freiner la reproduction de *M. persicae* et à hâter sa disparition, sous l'action des prédateurs en fin de culture. D'autre part les zones préférentielles de développement des populations de *M. persicae* correspondent aux parties les plus froides de la serre (près de l'entrée, parcelle AB) celles de *M. euphorbiae* aux parties les plus chaudes (au fond de la serre, parcelle GH) (fig. 1). Toutefois les différences observées avec des sondes sous abris ventilés sont de l'ordre de 2 °C seulement alors que les variations de température au niveau de la plante sont généralement beaucoup plus importantes. Il conviendrait donc de les préciser avec des capteurs adaptés à ce type de mesure, d'autant que *M. persicae* tend à se développer à la face inférieure des feuilles basses alors que *M. euphorbiae* colonise davantage les sommités exposées au soleil.

2.3. — *Echanges avec l'environnement cultural et introduction artificielle de parasites*

Comme dans tous les essais précédemment effectués sur aubergine à Valbonne, l'arrivée spontanée des auxiliaires provenant de la garrigue et des friches voisines est insuffisante ou trop tardive pour éviter la pullulation des pucerons : ceci se trouve confirmé dans la serre « témoin » (fig. 2), malgré l'abondance et la diversité des auxiliaires présents, et l'attractivité des grosses colonies aphidiennes pour certains prédateurs tels que les coccinelles (*Propylea quatuordecimpunctata* L.) et même les syrphes (*Scaeva pyrastris* L.).

Il se confirme également que le renforcement du parasitisme naturel par l'introduction d'*Aphelinus asychis* Walk. au moyen d'« unités mobiles de production » (Lyon, 1973, 1976) est insuffisante dans le cas de l'aubergine et gagne à être complétée par des lâchers massifs de prédateurs : le tableau 2 montre que l'action des aphélinides

TABLEAU 2

*Principaux insectes aphidiphages observés dans la serre « lutte biologique »
(sur cent cinquante-deux pieds jusqu'au 11 mai et quarante pieds après le 18 mai)
(Lâchers de Chrysopes exclus)*

	Avril		Mai				Juin				
	20	27	4	11	18	25	1	8	15	22	29
<i>A. asychis</i> (adultes) .			114	11	203	67	17	10	2		
<i>A. asychis</i> (momies) .			31	6	13	34	51	46	21	2	
Aphidiidae (momies)	1		26	7	71	37	53	20	5	10	2
Coccinelles		2	5	3	8	5	8	10	12	12	33
<i>Scymnus</i> spp.		1	5	14	6	6	12	3	1	3	4
Pucerons : total	2 053	5 022	6 689	7 436	4 115	4 334	3 975	4 120	4 851	1 822	88

n'est cependant pas à négliger dans la « serre lutte biologique », où les populations de pucerons sont relativement faibles et peu attractives pour les auxiliaires venant de l'extérieur.

En l'espace d'une semaine, les adultes *A. asychis* se répandent dans l'ensemble de la serre et se maintiennent jusqu'à la chute des populations de pucerons. Le petit nombre de momies observées est l'indice d'une action parasitaire médiocre, contribuant cependant à maintenir la souche en serre.

En revanche l'action prédatrice des aphélinides n'est pas à négliger si nous estimons d'après les données de Monadjemi (1971) à une dizaine le nombre de pucerons victimes de piqûres nutritionnelles par femelle et par jour et si nous tenons compte de la proportion hôtes-parasites présents sur les plantes (tabl. 2). Le taux sexuel variant entre 60 et 80 p. 100 de femelles chez *Aphelinus asychis*, la proportion de pucerons consommés par jour peut excéder 10 p. 100 le 4 mai, une semaine après l'introduction de l'unité servant au lâcher et 30 p. 100 le 18 mai, après l'éclosion de la plupart des momies qu'elle contenait. Ces estimations correspondent à 1 p. 100 de femelles environ le 4 mai et 3 p. 100 environ le 18 mai, dates auxquelles la densité de parasites est la plus forte par rapport aux pucerons (tabl. 2).

2.4. — Action des prédateurs

D'une manière générale, le fait même que les populations aphidiennes se stabilisent à un niveau extrêmement faible (de l'ordre de cent pucerons par pied) alors que dans la serre de référence et dans toutes les serres précédemment observées les pullulations atteignent en 6 semaines des moyennes de plusieurs milliers de pucerons par pied, montre que l'importance des lâchers a été suffisante pour obtenir un équilibre satisfaisant pucerons-auxiliaires (absence de miellat et de dégâts dus aux aphides).

L'élimination finale des pucerons n'est cependant obtenue que par l'action conjointe des auxiliaires, de la température, et de la taille, au moment où la récolte est pratiquement terminée.

A aucun moment, il n'y a éradication comme nous l'avons quelquefois obtenue sur poivrons (J. P. Lyon, 1973, 1976).

Pendant la phase d'installation, un lâcher d'une larve au deuxième stade par pied fait disparaître certaines jeunes colonies, mais d'autres apparaissent la semaine suivante (13/4). Le second lâcher, effectué à raison d'une larve pour cinq pucerons montre un effet plus net sur la parcelle AB, la plus infestée (moyenne de onze pucerons par pied) par rapport aux trois autres (un à trois pucerons par pied). Cette observation se répète par la suite si l'on compare les parcelles et les pieds diversement infestés entre eux. Dans la limite des densités observées, « l'efficacité prédatrice » augmente avec l'abondance des pucerons. A partir du 4 mai, nous pouvons maintenir un certain équilibre (autour de cent pucerons par plante) avec des lâchers se situant autour de 1 L2 pour dix pucerons par semaine, soit une dizaine de larves par plante de 70 à 80 cm de haut. Cette proportion peut être abaissée à 1/20 au fur et à mesure que la température augmente pour *C. perla* d'abord, puis pour *C. formosa*, plus exigeante en chaleur, ensuite. Dans le cas de *C. perla* nous avons pu descendre à 1/30 le 1^{er} mai, sans recrudescence de la pullulation dans la parcelle EF la plus infestée (plus de cent pucerons par pied en moyenne).

Les températures élevées observées à partir du 8 juin sont défavorables aux aphides et favorables à l'activité et au développement rapide des œufs et des larves de chrysopes. L'équilibre est alors brusquement rompu à compter du 15 juin pour une proportion de 1 L2 pour dix pucerons. Cette période chaude est propice aux lâchers d'œufs, dont les effets viennent relayer les lâchers de larves avec un décalage d'1 à 2 semaines dans les parcelles EF et GH.

Les deux espèces, *C. perla* et *C. formosa* ont des effets assez comparables. Il semble cependant que les températures élevées soient plus favorables à *C. formosa* qui s'est en outre reproduit en serre à partir du 8 juin, à raison d'une vingtaine d'œufs par semaine, dispersés dans toute la serre.

Chrysopa septempunctata, Wesmael, introduite fortuitement sur la rangée C, s'est également révélée capable de se reproduire en serre les 22 et 29 juin (trois pontes sur quarante pieds).

3. — Discussion

3.1. — Le matériel et les méthodes

Le choix de l'aubergine comme support expérimental pour un essai de lutte biologique contre les aphides peut surprendre. En effet il s'agit d'une plante relative-

vement sensible aux pucerons, par rapport à la tomate par exemple, et sur laquelle il est difficile de maintenir un équilibre en raison de la rapidité de multiplication des aphides.

La plante présente par ailleurs une telle surface qu'elle paraît difficile à explorer entièrement par les prédateurs et elle offre de nombreux refuges aux pucerons (fleurs par exemple). Enfin la pilosité peut constituer une gêne pour les auxiliaires de petite taille (*Aphelinus asychis*, jeunes stades larvaires de Chrysopes). Effectivement, dans le cas du poivron, par exemple, l'activité exploratrice nous a paru facilitée par la surface lisse des feuilles et par le port de la plante. Par ailleurs l'activité parasitaire d'*Aphelinus asychis* est plus intense. Cependant l'aubergine a été retenue en raison des possibilités d'étude qu'elle offre simultanément pour les principaux ravageurs des serres (pucerons, aleurodes, acarions).

Pour éviter les inconvénients éventuels liés à la taille et au comportement exploratoire des auxiliaires, nous optons en début de culture pour des lâchers de larves au deuxième stade, quitte à préciser par la suite les possibilités d'utilisation d'autres types de lâchers. On limite ainsi les risques de dégâts irréversibles, susceptibles d'aliéner le reste de l'expérience et le seuil de tolérance que nous nous sommes fixés est parfaitement acceptable par un agriculteur.

De plus, en restant dans des limites de populations relativement faibles, nous pouvons pendant la première moitié de l'expérience (7 semaines) dénombrer les pucerons sur tous les pieds de la serre, et pendant la seconde moitié poursuivre ces dénombrements sur un nombre de pieds suffisant pour que notre estimation de la population soit acceptable (quarante pieds, soit un pied sur quatre tirés au hasard). L'intérêt de cette méthode est de laisser les populations en place au sein d'un milieu relativement limité (notamment pour le nombre de plantes et le nombre de prédateurs) et de pouvoir suivre plante par plante l'évolution spatio-temporelle des populations, la plante constituant dans une certaine mesure une unité pratique pour l'étude du comportement du prédateur. Les limites de cette méthode sont liées à l'importance des comptages (qui oblige à se limiter à un pied sur quatre lorsque la population s'accroît trop) et parfois aux difficultés d'identification à la loupe des jeunes stades, lorsque les colonies de pucerons sont mélangées pour les premiers stades : nous avons de temps à autre fait des prélèvements pour vérifier la structure des populations, mettant notamment à profit les opérations de taille et les suppressions de feuilles.

Durant les premières semaines, nous avons comparé la distribution réelle observée sur l'ensemble des pieds et celle observée sur les pieds marqués. Le type de distribution change bien sûr avec l'évolution du complexe proies-prédateurs mais dans l'ensemble, la distribution observée sur les pieds marqués n'est pas notablement différente quant aux modes, aux moyennes, et à l'allure générale de la courbe.

Un échantillonnage par feuilles tirées au hasard à différents niveaux (tel que celui que nous avons parfois adopté sur poivrons) ou par unités de surface plus petites encore serait mal adapté à l'étude du comportement de prédateurs très mobiles pour lesquels nous voulons avoir une vue d'ensemble de la serre et, au moins, de chaque plante étudiée.

3.2. — Discussion des résultats

Les résultats portent essentiellement sur l'évolution spatio-temporelle des populations de pucerons soumis à des lâchers de lutte biologique, et sur la possibilité de

maintenir un certain équilibre autour de cent-cent vingt pucerons par pied en moyenne. Cet équilibre a pu être mis en évidence de deux façons :

1) par les courbes représentant pour chaque parcelle, l'évolution des moyennes de pucerons par plante, avec un plateau autour de cent aphides (fig. 2),

2) par l'examen de la distribution des fréquences pour les différentes classes (fig. 3) qui montre l'apparition d'un mode autour de cent vingt-cent quarante pucerons par plante vers le milieu de l'expérience (11 mai). Ceci est aussi visible dans la figure 1 où les classes sont choisies en fonction des puissances de 5.

Il paraît difficile d'arrêter l'évolution des populations faibles et hétérogènes, mais on a cependant intérêt à faire des lâchers précoces parce qu'ils augmentent l'homogénéité des populations et ralentissent de toute façon la multiplication des pucerons. Il y a donc un gain de temps appréciable sur des cultures de faible durée, et il est moins coûteux et moins risqué de faire des petits lâchers sur de faibles populations que des opérations massives sur de grosses infestations. A cet égard l'introduction d'*A. asychis*, bien qu'insuffisante à elle seule, contribue par son action prédatrice prolongée à faire l'économie d'interventions inondatives répétées. « L'efficacité prédatrice » des chrysopes augmente avec la densité des pucerons par plante, mais diminue aussi, quand le volume du feuillage s'accroît (plus grande surface à explorer). Cette efficacité se manifeste de façon vraiment évidente pour dix larves L_2 par plante environ, à raison de cent pucerons pour un pied de taille moyenne (milieu de l'expérience, 80 cm environ). Il ne s'agit que d'un ordre de grandeur, et nous voyons qu'il est possible de descendre au-dessous de cette proportion quand la température augmente, en fonction de l'optimum thermique de chaque espèce, *C. formosa* paraissant particulièrement adaptée aux températures élevées.

La comparaison des différentes espèces entre elles pourrait être approfondie par un examen plus détaillé de leur comportement sur les plantes.

4. — Conclusions

Cet essai de lutte biologique a été réalisé à petite échelle, mais sur une culture menée dans des conditions normales. Il montre qu'il est possible de maintenir une population aphidienne dans des limites acceptables, au prix de lâchers répétés de larves de chrysope. Pour éviter ou limiter les inconvénients de cette méthode, trois voies sont envisagées : poursuivre les recherches sur les techniques de production des chrysopes (Bigler, Ferran et Lyon, 1976), et chercher des moyens de prolonger leur action, soit par des parasites (*A. asychis*), soit par obtention de la reproduction des chrysopes au niveau de la serre elle-même. Ce dernier point nécessite un examen plus détaillé du comportement et peut-être la recherche de « souches » ou populations plus performantes, comme nous l'avons fait pour l'obtention de souches sans diapause et comme cela est fait aux U. S. A. (Tauber et Tauber, 1977) pour obtenir une meilleure efficacité prédatrice.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Remerciements

Que soient remerciés ici tous ceux qui nous ont fait part de leurs critiques et de leurs conseils, notamment P. Jourdeuil, G. Remaudière, Raymonde Ritter, l'équipe de J. M. Rabasse qui nous a permis de dépouiller une partie de ses données pour la comparaison avec la serre témoin.

Nous sommes aussi reconnaissants à A. Carnero Hernandez, Catherine Poulet, Jeanne Daumal et Françoise Bride pour leur aide dans la réalisation de ce travail, ainsi qu'à l'équipe du S. T. E. F. C. E. (I. N. R. A. Avignon) et à Stéphane Lyon (traduction).

Summary

Experimental releases of Chrysopids and parasites on egg-plant aphids in greenhouses

Releases of aphidophagous insects are made in an experimental « biological control » greenhouse cultivated with egg plants of the variety « Bonica » grafted on K. N. V. F. tomato. The crop is quite satisfying without any chemical. During the fourteen weeks of aphid infestation, a weekly experiment is made to compare two species of Chrysopids (*Chrysopa perla*, *C. formosa*) released in several ways ; either alone, or associated with an introduction of *Aphelinus asychis*. During the same time the increase of aphid infestation in the neighbouring check greenhouse is such of an importance that treatment with pirimicarb is necessary to save the plants. Results are given about population dynamics of aphids and aphidophagous insects according to releases, plant phenology, greenhouse climate and exchange with natural environment.

Références bibliographiques

- BARLOW C. A., 1962. The influence on the growth of experimental populations of *Myzus persicae* Sulz. and *Macrosiphum euphorbiae* Thom. (Aphididae). *Can. J. Zool.*, **40**, 145-156.
- BIGLER F., FERRAN A., LYON J.-P., 1976. L'élevage larvaire de deux prédateurs aphidiphages (*Chrysopa carnea* Steph., *C. perla* L.), à l'aide de différents milieux artificiels. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **8**, (4), 551-558.
- DE REGGI L., 1972. Développement larvaire du puceron *Myzus persicae* Sulz. à une température anormalement élevée. *J. Insect Physiol.*, **18**, 1757-1761.
- LYON J. P., 1973a. Influence du parasitisme sur les populations de *Myzus persicae* Sulz. en cultures de tomates, poivrons et aubergines et perspectives de lutte biologique. *C. R. 3^e Journée Phytol. Phytoph. Circum méditerr.* Sassari 1971. Rullière Libeccio, Avignon, 116-119.
- LYON J. P., 1973b. Utilisation des entomophages pour la limitation des populations aphidiennes en serre. *Bull. OILB/SROP*, 1973/4, 47-49.
- LYON J. P., 1976. Les populations aphidiennes en serre et leur limitation par utilisation expérimentale de divers entomophages. *Bull. OILB/SROP*, 1976/4, 64-76.
- LYON J. P., LYON S., 1977. Etude sur la sélectivité de la Bioresméthrine vis-à-vis de certains insectes entomophages. *Acta Horticulturae*, **58**.
- MICHEL M. F., 1967. Importance écologique du comportement prédateur d'*Aphelinus asychis* Walker (Hym. Aphelinidae) endoparasite de pucerons (Hom. Aphididae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **264**, 936-939.
- MICHEL M. F., 1970. L'adaptation d'*Aphelinus asychis* Walker (Hym. Aphelinidae) à certains de ses hôtes naturels (Hom. Aphididae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **271**, 2339-2341.
- MONADJEMI N., 1971. Etude de la morphologie d'*Aphelinus asychis* (Hym. Aphelinidae) et de son comportement vis-à-vis de ses hôtes (Hom. Aphididae). Thèse, Fac. Sciences Paris, 130 p.
- MONADJEMI N., 1972. Sur les variations de fécondité d'*Aphelinus asychis* en fonction des espèces aphidiennes mises à sa disposition. *Ann. Soc. Entomol. France*, **8** (2), 451-460.
- ODET J., 1973. Influence de la taille sur la production des aubergines. Mémoire de fin d'études. E. N. I. T. A. Dijon, 60 p.
- ONILLON J. C., ONILLON J., DI PIETRO J. P., 1976. Résultats préliminaires du contrôle biologique de l'aleurode des serres, *T. vaporariorum* West. (Homopt., Aleurodidae) par *E. formosa* G. (Hymenopt., Aphelinidae) en serres d'aubergines. *Bull. OILB/SROP*, 1976/4, 138-150.
- RABASSE J. M. Note préliminaire sur l'utilisation des chocs thermiques en lutte intégrée contre *Myzus persicae* Sulz. en serre. *Bull. OILB/SROP*, 1976/4, 99-103.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1974. Dietary influence on reproduction in both sexes of five predaceous species (Nevroptères). *Can. Ent.*, **106**, 921-925.
- TAUBER C. A., TAUBER M. J., 1977. A genetic model for sympatric speciation through habitat diversification and seasonal isolation. *Nature*, **268**, 702-705.

Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France.

II. — Evolution spatio-temporelle de leurs populations sur la pomme de terre

Y. ROBERT

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I. N. R. A., E. N. S. A.,
Centre de Recherches de Rennes. 65, rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex.

Résumé

L'évolution globale et la distribution spatiale des populations d'*A. solani*, *M. euphorbiae* et *M. persicae* ont été suivies sur trois étages de feuilles de pomme de terre de la variété *Bintje*, tout au long de plusieurs saisons de culture en trois localités de Bretagne. En règle générale, les populations d'*A. solani* se développent les premières, suivies de celles de *M. persicae* puis de *M. euphorbiae*. Leur niveau maximum peut être identique pour les trois espèces ou l'une d'entre elles peut surpasser les deux autres en abondance.

Les populations d'*A. solani* et de *M. persicae* se localisent de préférence sur le niveau foliaire inférieur et celles de *M. euphorbiae* sur le niveau supérieur mais cette distribution n'est pas acquise d'emblée et se modifie constamment au cours du temps. L'analyse des valeurs du taux potentiel d'accroissement des populations (T. P. A.) de chaque espèce sur les trois étages révèle que contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, le maximum de densité de pucerons sur un étage ne correspond pas à la valeur maximale du T. P. A. correspondant, chez *A. solani* et *M. persicae*. En revanche l'étude de la distribution spatiale de chacun des éléments de la structure démographique révèle qu'ils n'ont pas apparemment les mêmes « préférences » : la distribution verticale des larves de premier stade suit d'assez près celle des adultes aptères qui les ont déposées mais à partir du second stade dans certains cas sinon de manière systématique à partir du troisième, la « préférence » va à l'étage foliaire inférieur. Les conséquences de telles modifications de la distribution spatio-temporelle sont discutées par rapport aux études de dynamique des populations et de l'épidémiologie des viroses de la pomme de terre transmises par pucerons.

Introduction

La distribution spatiale des pucerons n'est jamais régulière, rarement au hasard, le plus souvent agrégative, aussi bien au niveau de la plante (distribution verticale sur différents étages foliaires) qu'à celui d'une population de plantes (distribution horizontale à l'échelle d'une culture) (Bald, Norris et Helson, 1950 ; Dean, 1973).

Dans le premier cas, plusieurs auteurs ont montré que les différentes espèces d'aphides de la pomme de terre ne partagent pas les mêmes étages de feuilles mais leurs avis divergent. En général *Myzus persicae* Sulz. se localise de préférence sur les étages inférieurs (Taylor, 1955) où il est plus agrégé que sur feuilles moyennes (Bald,

Norris et Helson, 1950). *Macrosiphum euphorbiae* Thomas est en général plus abondant sur les étages foliaires supérieurs et les hampes florales (Bradley, 1952 ; Hille Ris Lambers, 1972) mais il peut cependant se répartir de préférence sur les feuilles inférieures comme *M. persicae* et *Aphis nasturtii* Kltb. (Shands, Simpson et Reed, 1954) ou *A. nasturtii* (Taylor, 1955) ; d'après Wightman et Gibson (1972) les biotypes verts préfèrent les feuilles inférieures et les plantes âgées alors que les biotypes roses se répartissent indifféremment sur les différents étages foliaires. *Aulacorthum solani* Kltb. semble se localiser sur les étages inférieurs (Helson, 1958) mais peu d'études ont été faites à son sujet. Les raisons des divergences apparentes des auteurs peuvent avoir plusieurs origines : ainsi les pucerons sont très mobiles (Davies, 1932 ; Ferrar, 1969) et Bradley (1952) note que *M. euphorbiae* est plus abondant sur les feuilles du sommet des tiges le matin quand il fait frais que l'après-midi quand il fait chaud et sec ; de même Norris et Bald (1943) estiment que la tendance de cette espèce à se concentrer sur le bouquet foliaire terminal est contrecarrée par le climat chaud, sec et les vents chauds et violents de la région de Canberra ; d'après Helson (1958) enfin, les fortes pluies précipitent au sol un plus grand nombre d'individus d'*A. solani* que de *M. persicae*. La distribution verticale de *M. persicae* se modifie aussi en fonction de l'exposition d'une parcelle : d'après Fidler (1949) cette espèce est en effet répartie à peu près également sur tous les étages foliaires dans un champ abrité par des haies mais fortement concentrée sur les feuilles inférieures dans une culture ouverte. Enfin la variété de pomme de terre semble avoir une influence comme l'a montré Bradley (1953) : ainsi *M. persicae* est trois fois plus abondant sur les feuilles inférieures de la variété « Kathadin » que sur celles de la variété « Epicure » ; mais sur cette dernière, *M. euphorbiae* est six fois plus abondant sur feuilles supérieures que sur feuilles inférieures alors que sur la variété « Houma » il ne l'est que deux fois ; enfin la répartition d'*A. nasturtii* sur feuilles supérieures, moyennes et inférieures, est dans le rapport 1 : 79 : 70 sur « Houma » et 1 : 3 : 8 sur « Epicure ». Une dernière raison à ces divergences tient à ce que souvent les auteurs ne précisent pas clairement à quel stade sont parvenues les plantes lorsque la distribution spatiale des aphides est notée et ses éventuelles modifications dans le temps ont rarement été suivies bien qu'elles puissent être importantes (Taylor, 1962).

Dans le second cas (distribution spatiale dans une culture), les recherches, peu nombreuses, ont mis en évidence la présence d'un « effet de bordure » correspondant à l'accumulation des aîlés de contamination et à un développement des populations aptères plus important sur les plantes situées en bordure de parcelles (Doncaster et Gregory, 1948 ; Bald et Norris, Helson, 1950) mais plus récemment nous avons montré que cet « effet de bordure » s'applique plus à des parcelles ouvertes qu'à des cultures abritées par des haies où, au contraire, les brise-vents peuvent jouer un rôle inverse (Robert, 1976).

Les motivations d'une étude dynamique de la distribution spatiale des pucerons de la pomme de terre sont nombreuses : en effet leur nocivité étant liée essentiellement à leur statut de vecteurs de virus, le succès de la transmission des maladies dépend entre autres de la coïncidence spatio-temporelle des aphides et des virus sur et dans la plante. Or, Knutson et Bishop (1964) ont montré que l'inoculation de l'Enroulement est d'autant plus difficile que la plante est plus âgée. On observe des différences du même ordre entre différents étages foliaires : ainsi les feuilles supérieures peuvent être de meilleures sources de virus de l'Enroulement que les feuilles des étages moyens ou inférieurs (Mac Kinnon, 1962) ; des pucerons placés sur les jeunes feuilles de l'extré-

mité supérieure de la plante acquièrent et transmettent plus facilement le virus Y (Bagnall et Bradley, 1958).

A l'occasion d'une étude épidémiologique des maladies à virus de la pomme de terre transmises par pucerons, en Bretagne, nous avons analysé, sur quelques exemples, l'évolution des populations et la distribution spatiale de chacune des trois espèces, *A. solani*, *M. euphorbiae* et *M. persicae* dont nous avons précédemment précisé l'activité de vol (Robert et Rouze-Jouan, 1978).

Matériel et méthodes

Nous avons défini antérieurement (a) les caractéristiques des trois localités de Bretagne (29-N-Pleyber-Christ, 29-S-Rosporden et 56-Moustoir-Remungol) dans lesquelles ont été conduites pendant plusieurs années les études sur les populations de pucerons de la pomme de terre (Robert, Rabasse et Rouze-Jouan, 1974 ; Robert et Rouze-Jouan, 1978) et (b) les méthodes d'échantillonnage utilisées (Lerman *et al.*, 1976) dont nous rappellerons les traits essentiels.

Chaque champ d'essai, composé de soixante-quatre parcelles élémentaires (8×8) de cent pieds chacune (cinq rangs de vingt plantes) et éloignées entre elles de 1,20 m sur la largeur et de 1 m sur la profondeur, est partagé en quatre blocs comprenant eux-mêmes quatre sous-blocs divisés chacun en deux sous-sous-blocs de deux parcelles élémentaires (deux cents plantes). Deux fois par semaine, trois plantes, parmi les deux cents de chaque unité à échantillonner, ont été tirées au hasard et sur chacune d'entre elles, trois feuilles récoltées délicatement à la base (feuille inférieure), au milieu (feuille moyenne) et au sommet (feuille supérieure) d'une des tiges (Davies, 1934). Les deux cent quatre-vingt-huit feuilles de cet échantillon bihebdomadaire ($3 \times 3 \times 32$), placées en sac de polyéthylène, sont ensuite envoyées au laboratoire pour être dépouillées de tous les insectes présents : ceux-ci sont mis à leur tour en alcool à 70° pour détermination, sauf cas exceptionnels précis (momies de pucerons parasités par les Hyménoptères...).

La structure démographique des populations d'aphides est ensuite déterminée à la loupe binoculaire, à la fois pour chaque étage de feuille et dans chacun des trente-deux sous-sous-blocs échantillonnés. Enfin chaque puceron est disséqué à partir du stade 3 et les œufs ou les larves de parasites présents sont classés en fonction de leur stade ; les individus momifiés sous l'action d'Hyménoptères parasites ou hyperparasites sont placés en éclosiers individuels, la date de sortie recensée et l'espèce en cause est ensuite déterminée. Les pucerons parasités par champignons du groupe des Entomophthorales, considérés comme infectés lorsqu'ils ont sporulé, sont dénombrés et les espèces d'*Entomophthora* en cause déterminées.

Le cultivar de pomme de terre utilisé dans les essais a toujours été « Bintje » ; les tubercules, après conservation à 3-4° pendant l'hiver, sont mis à germer à la lumière puis plantés entre le 14 et le 20 avril ; la levée s'effectue vers la mi-mai, c'est-à-dire au moment où se produit le vol de contamination initiale par les pucerons ailés (Robert et Rouze-Jouan, 1978) ; la croissance des plantes se poursuit jusque vers le 20 juin puis s'installe la période de floraison qui dure jusqu'au début de juillet ; un défanage chimique au chlorate de soude est effectué vers le 25 juillet sur des plantes n'ayant en général pas encore atteint la sénescence. Il est évident que ces dates sont des dates moyennes car les phases de croissance, de floraison puis de tubérisation

sont tributaires des conditions climatiques (photopériode, température et précipitations) du moment mais elles s'appliquent bien aux trois années retenues, 1967, 1968 et 1969.

Résultats

1. — Evolution générale des populations

— Caractérisation des populations.

Nous avons choisi de ne présenter qu'un certain nombre de courbes d'évolution des populations de chacune des trois espèces représentant les différentes tendances observées depuis plusieurs années en Bretagne et permettant d'utiles comparaisons avec les données bibliographiques actuelles. Nous avons en effet observé quatre éventualités : dans le premier cas, le maximum de développement des populations, en général limité, est à peu près comparable pour les trois espèces (Rosporden, 1967, fig. 1) ; dans les trois autres cas, le développement d'une des espèces surpasse de

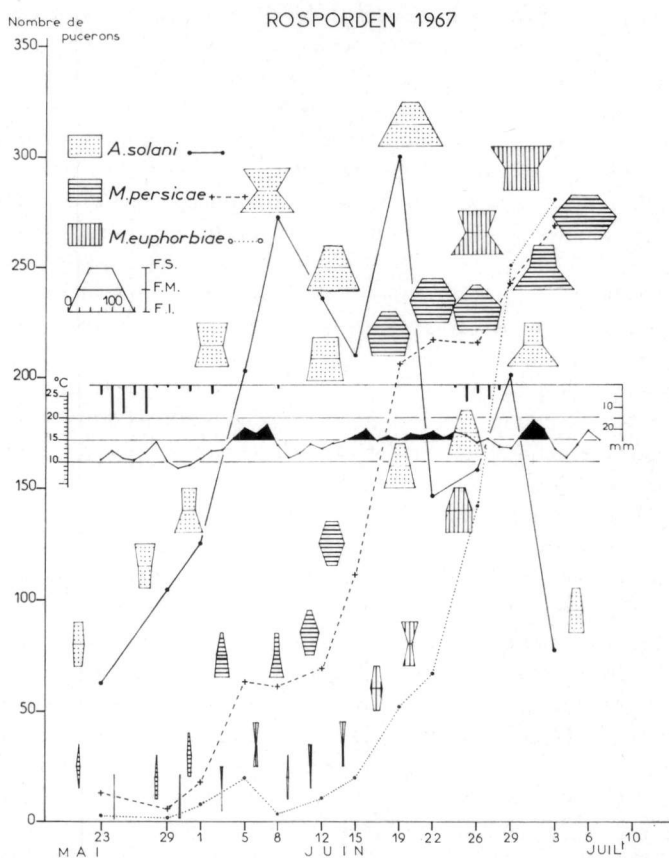


FIG. 1. — Evolution des populations d'*A. solani*, *M. euphorbiae*, et *M. persicae*, distribution des individus sur feuilles inférieures, moyennes et supérieures (polygones), températures moyennes (°C) et précipitations (mm) à Rosporden en 1967.

beaucoup celui des deux autres, c'est le cas d'*A. solani* à Rosporden et Moustoir-Remungol en 1969 (fig. 2), de *M. euphorbiae* à Rosporden en 1968 et de *M. persicae* à Pleyber-Christ en 1967 (fig. 3).

Il convient d'insister aussi sur l'absence de synchronisme dans le développement des populations des trois espèces dû en général à un niveau inégal de contamination initiale par les ailés (Robert et Rouze-Jouan, 1978) : en règle générale, *A. solani* se multiplie toujours le premier, suivi de *M. persicae* puis de *M. euphorbiae* ; l'exemple le plus net est celui de Rosporden en 1967 (fig. 1).

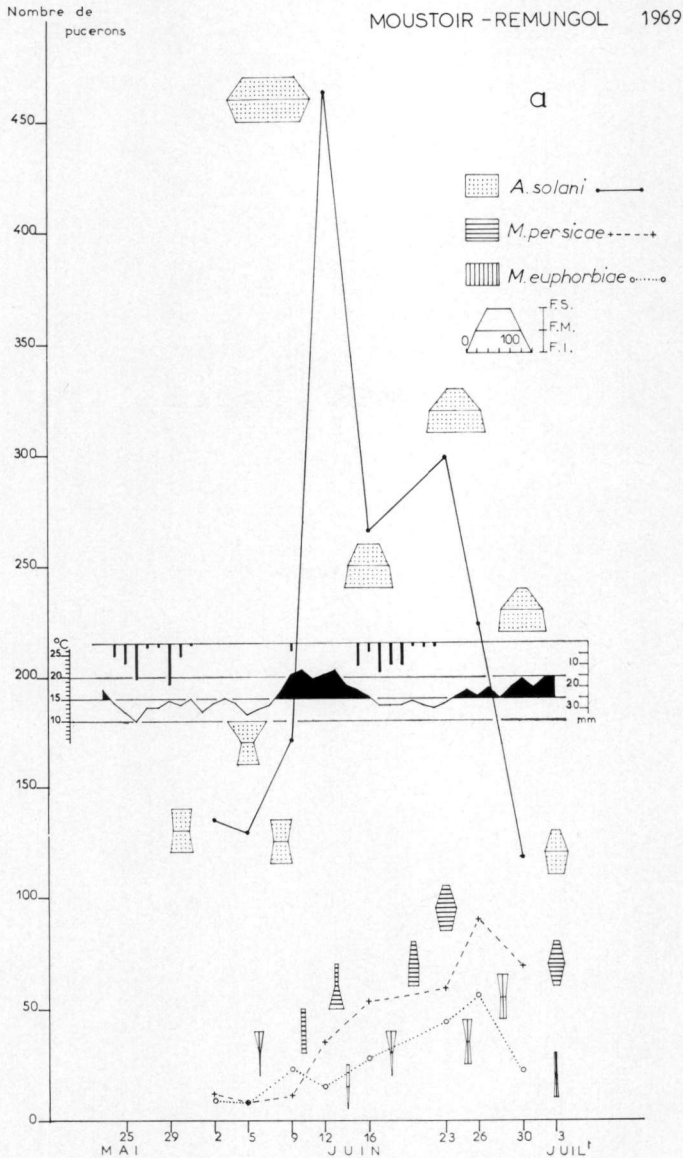


FIG. 2 a. — Id. figure 1 à Moustoir-Remungol en 1969.

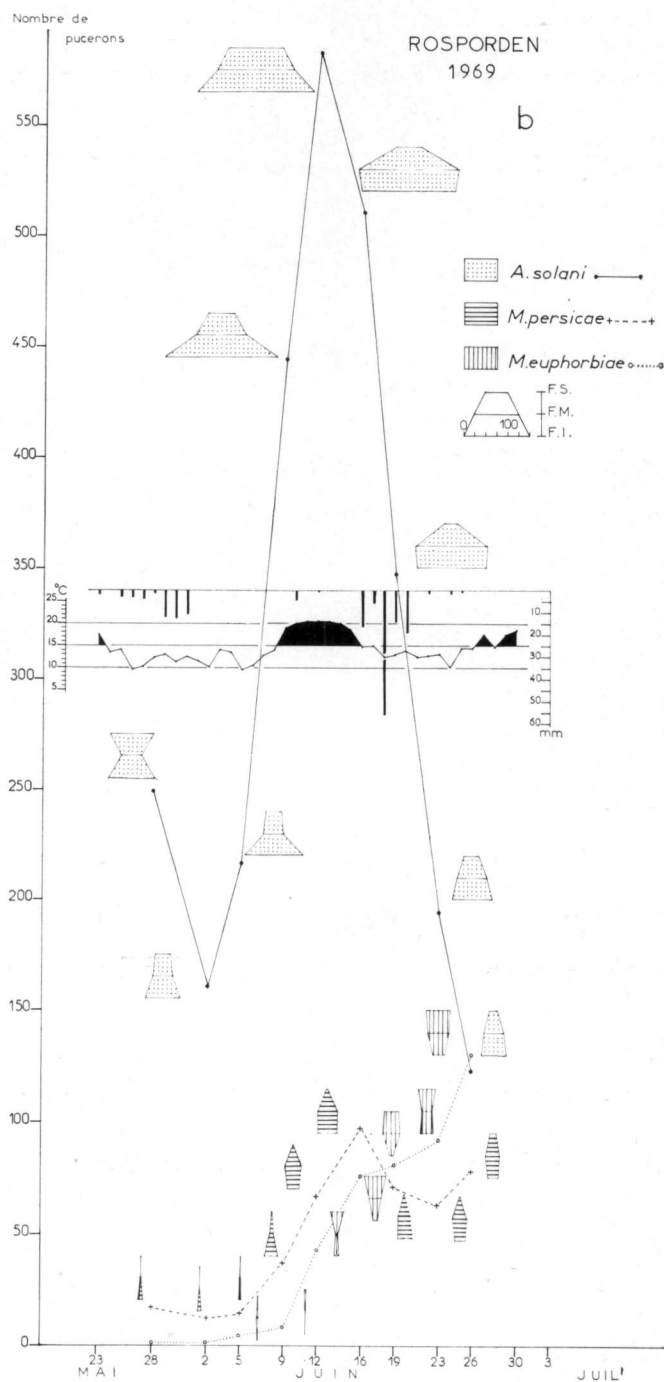


FIG. 2 b. — Id. figure 1 à Rosporden en 1969.

— Rôle de la température et des précipitations.

L'examen des figures 1 à 3 montre la bonne concordance entre l'augmentation des températures moyennes et la multiplication des pucerons en début de saison. Ainsi à Rosporden en 1967 (fig. 1), les températures moyennes élevées du 3 au 8 juin, coïncidant avec une croissance vigoureuse des plantes, entraîne une multiplication active d'*A. solani*, ralentie ensuite du 8 au 14 juin du fait d'une période beaucoup plus fraîche. Par la suite, jusqu'au 19 juin, il y a de nouveau multiplication active d'*A. solani* et de *M. persicae* mais le facteur dépressif dû au vieillissement de la plante et à l'installation de la floraison, combiné à un fort taux de parasitisme par Aphidiides la ralentit de nouveau (à l'exception de celle de *M. euphorbiae*). A Pleyber-Christ (fig. 3a) la même année, les températures moyennes de début de saison sont plus basses qu'à Rosporden et il faut attendre le 19 juin pour que *M. persicae* commence à se multiplier très activement : dans ce cas, d'ailleurs, le taux de parasitisme est très inférieur à celui de Rosporden (Robert, à paraître). Les mêmes principes s'appliquent en 1969 à Moustoir-Remungol et Rosporden (fig. 2) lors de la période chaude du 7 au 16 juin pendant laquelle *A. solani* se multiplie activement ; en revanche *M. persicae* et *M. euphorbiae* ne peuvent développer des populations importantes du fait du retour à une période fraîche après le 16 juin. En 1968 (fig. 3b), enfin, malgré la permanence de températures assez élevées après le 17 juin, les populations d'*A. solani* et de *M. persicae* diminuent tandis que le niveau de celles de *M. euphorbiae* ne cesse de s'accroître même lorsque les températures s'abaissent après le 20 juin : nous verrons (Robert, à paraître) que, dans ces deux cas, le haut niveau de parasitisme par microhyménoptères affectant *A. solani* et *M. persicae* est vraisemblablement la cause de la régression démographique observée, alors que pour *M. euphorbiae* il faut attendre le 24 juin pour que s'installe un taux de parasitisme important par *Entomophthora*.

De la même manière, le rôle direct des précipitations est encore plus difficile à mettre en évidence car habituellement les pluies ne sont pas de forte intensité en Bretagne. Lorsqu'elles se produisent en 1969 à Rosporden, le 18 juin, la population d'*A. solani* a déjà commencé à diminuer depuis 6 jours. En 1968, à Rosporden, il se peut que l'abondante précipitation du 23 juin ait contribué à la diminution des populations de *M. euphorbiae* mais il est difficile de séparer son action directe de celle, indirecte, favorisant la multiplication des mycoses à *Entomophthora*.

2. — Distribution spatio-temporelle des trois espèces

A. — Caractérisation de chaque espèce.

A. solani.

D'une manière générale, à partir de la fin de la seconde décade de juin, cette espèce s'accumule de manière préférentielle sur les étages inférieurs de feuilles et à un moindre titre sur les feuilles de l'étage moyen, l'étage supérieur ne supportant que des nombres très réduits d'individus. Cependant les quantités relatives présentes sur les trois étages foliaires peuvent évoluer dans le temps : ainsi en 1969 à Rosporden (fig. 2), dans la phase décroissante de la population, à partir du 12 juin on trouve plus d'individus sur les feuilles moyennes que sur les feuilles inférieures ; il en est de même la même année à Moustoir-Remungol au maximum de population le 12 juin (fig. 2) ;

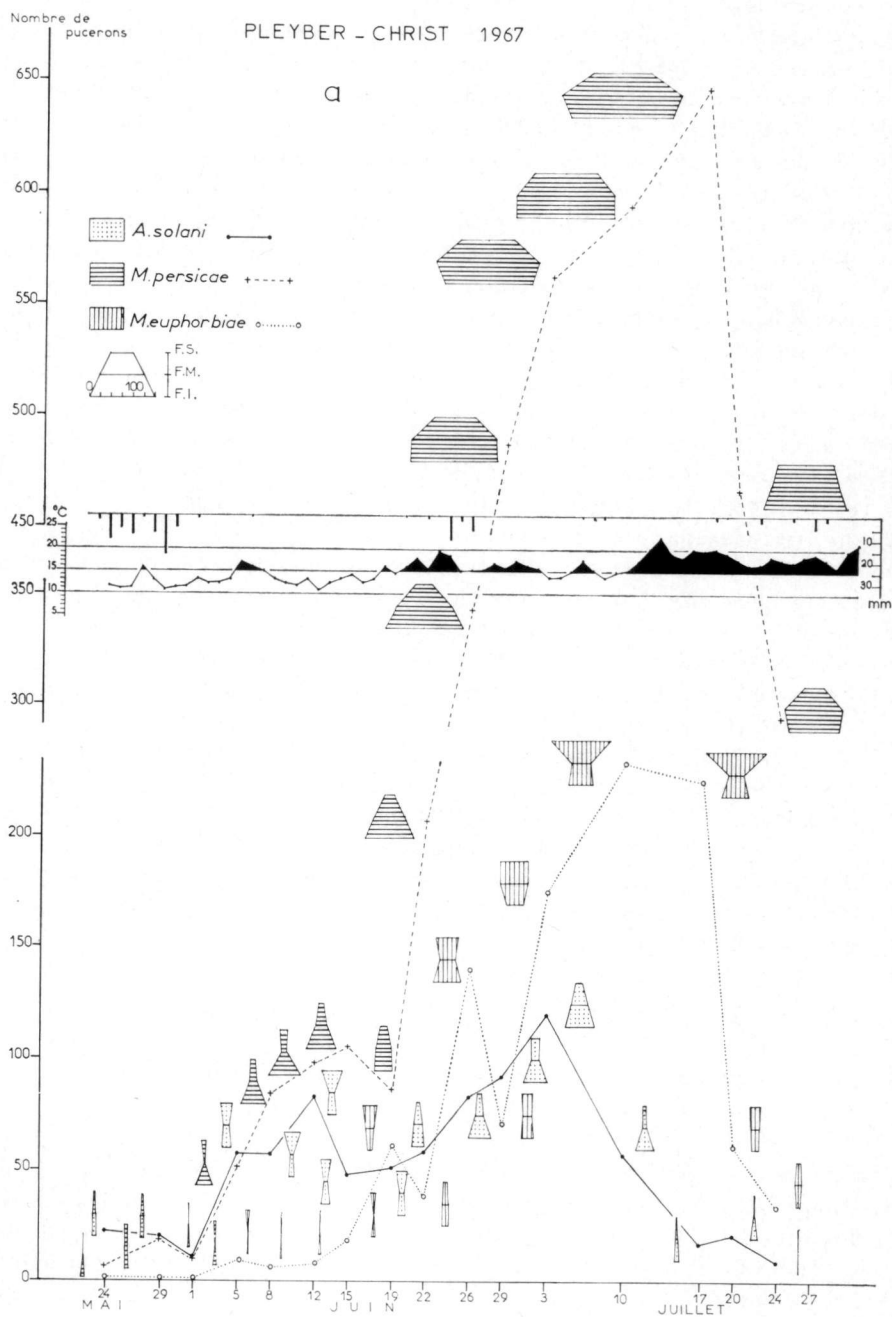


FIG. 3 a. — Id. figure 1 à Pleyber-Christ en 1967.

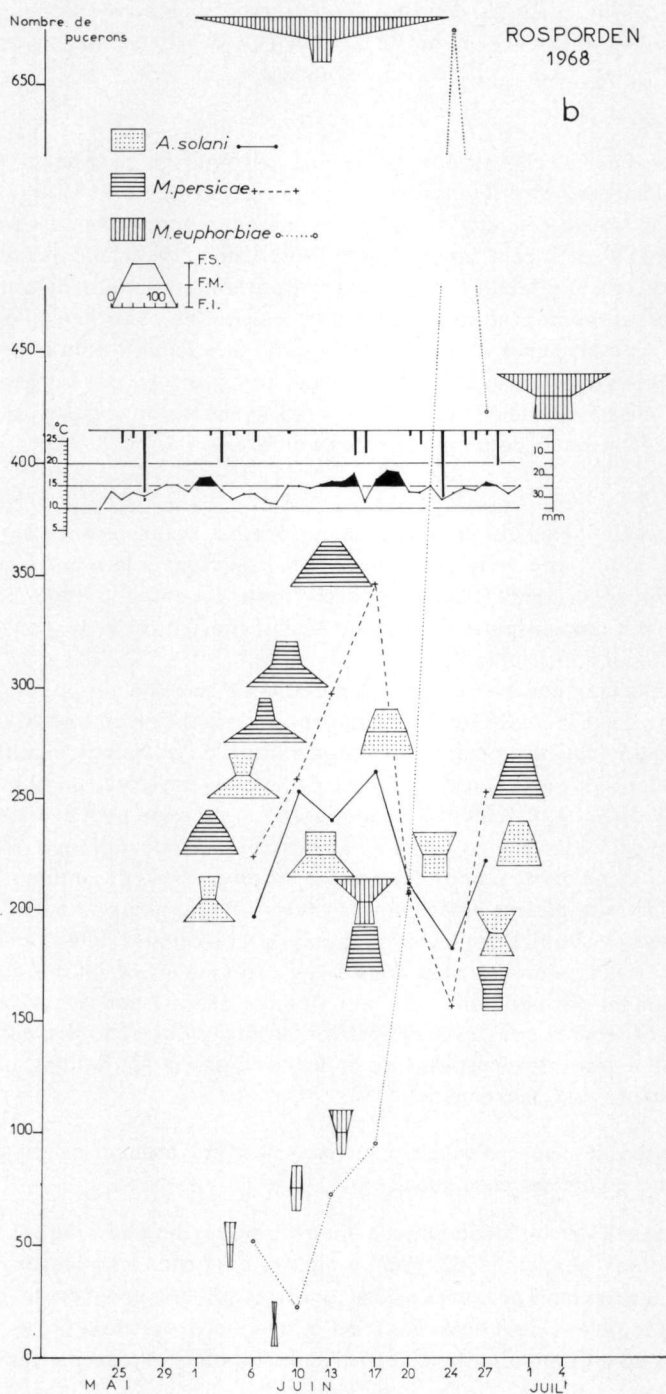


FIG. 3 b. — Id. figure 1 à Rosporden en 1968.

en revanche en 1967, à Rosporden (fig. 1), cette espèce ne s'installe pas préférentiellement sur feuilles inférieures avant le 12 juin et à Pleyber-Christ avant le 22 juin (fig. 3).

M. persicae.

Comme *A. solani*, cette espèce forme une pyramide d'abondance décroissante des feuilles inférieures aux feuilles supérieures (Rosporden, 1968 ; fig. 3) mais elle semble être plus souvent sujette à des variations quantitatives relatives entre étages foliaires comme le montrent les figures 1 (Rosporden, 1967) et 3 a (Pleyber-Christ, 1967) : dans ce cas, les feuilles moyennes supportent au moins autant sinon plus d'individus que les feuilles inférieures. Il est intéressant de constater qu'à Rosporden, en 1967 (fig. 1), c'est à partir du moment (12 juin) où *A. solani* s'installe préférentiellement sur les feuilles inférieures que *M. persicae* va commencer à prédominer sur feuilles moyennes ; il en est de même à Pleyber-Christ la même année (fig. 3) à partir du 22 juin, pour des niveaux de populations très différents.

M. euphorbiae.

D'une manière générale cette espèce se localise de préférence sur les feuilles supérieures au moins lors de la période de floraison comme le montre clairement la figure 3 b (Rosporden, 1968) ; mais là encore cette pyramide d'abondance inversée n'est pas établie d'emblée puisqu'à Pleyber-Christ (fig. 3 a) et à Rosporden (fig. 1) en 1967, il faut attendre le 3 juillet.

Il existe donc bien une évolution de la distribution spatiale des populations dans le temps et il fallait en rechercher les causes qui apparaissent de trois ordres : la première peut être liée à une *natalité* variant d'un étage foliaire à l'autre par modification de la fécondité en relation avec le statut trophique de l'étage considéré, statut évoluant dans le temps du fait du « vieillissement » de la plante ; la seconde peut être une *redistribution permanente* des différents éléments de la structure démographique à la recherche du « meilleur » étage foliaire pour des raisons trophiques ou physiques ; la troisième peut être une *mortalité globale* différente sur chaque étage foliaire, liée à une longévité et à une incidence variables des facteurs physiques et biotiques de limitation naturelle des populations. Dans le premier cas nous avons examiné les variations du taux potentiel d'accroissement des populations et leur stabilité dans le temps, sur chaque étage foliaire ; dans le second, nous avons comparé les variations de la structure démographique des populations des trois espèces en fonction de l'étage foliaire ; nous examinerons le troisième, ultérieurement.

B. — *Comparaison des taux potentiels d'accroissement des populations sur chaque étage foliaire et stabilité des populations.*

Par analogie avec les problèmes démographiques humains où les générations sont chevauchantes, Hughes (1962, 1963) a montré que, chez les pucerons, la distribution de fréquence des trois premiers stades larvaires suit une progression géométrique lorsque leur population est stable. Pour cet auteur, la proportion entre les individus des trois stades les plus jeunes est indicatrice du taux potentiel d'accroissement (T. P. A.) de la population :

$$(T. P. A.) e^{\lambda} = \frac{N_1 + N_2}{N_2 + N_3}$$

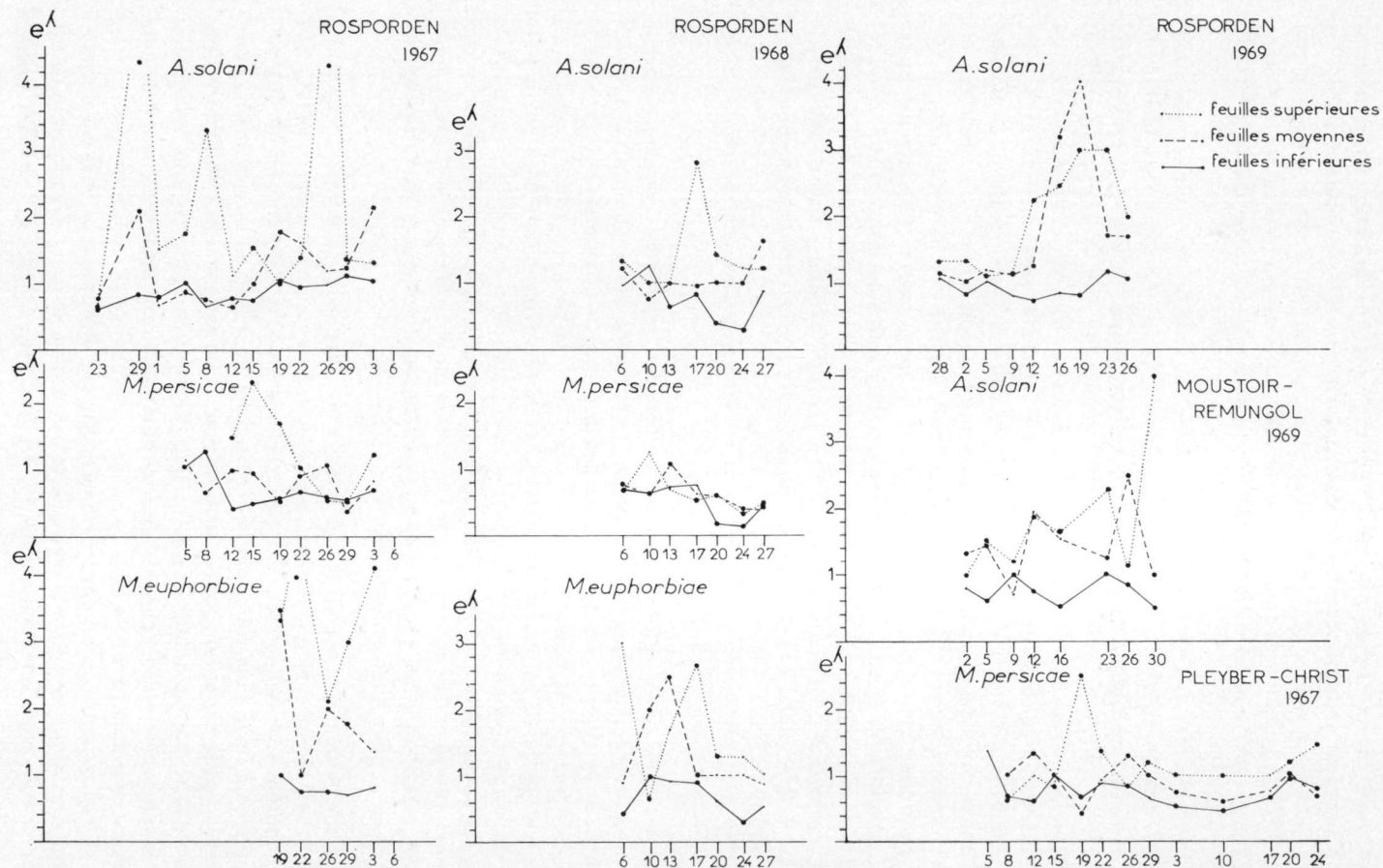


FIG. 4. — Evolution du taux potentiel d'accroissement des populations (e^λ) d'*A. solani*, *M. euphorbiae* et *M. persicae*, sur feuilles inférieures, moyennes et supérieures. Les ● indiquent le caractère stable des populations au seuil $P = 0,05$.

où N_1 , N_2 et N_3 sont respectivement les nombres d'individus des premier, second et troisième stades larvaires présents dans un échantillon de la population. La comparaison des valeurs de ce taux potentiel d'accroissement sur différents étages de feuilles est tout à fait appropriée pour étudier l'effet de l'âge de la feuille sur la reproduction (Hughes, 1972), la conformité de la distribution de fréquence des trois stades aphidiens à une série géométrique étant étudiée par un test de χ^2 à 1 degré de liberté ($P > 0,05$ quand $\chi^2 > 3,84$).

La figure 4 présente l'évolution du T. P. A. de chacune des trois espèces de pucerons sur chaque étage foliaire et fournit en même temps les indications sur la stabilité de leur population à chaque date. Il apparaît nettement que, quels que soient l'espèce, le niveau de population, le lieu et l'année, les valeurs du T. P. A. sont pratiquement toujours inférieures sur les feuilles de l'étage inférieur et elles varient peu au cours du temps ; sur cet étage, d'ailleurs, ces valeurs sont le plus souvent inférieures à 1. En revanche elles sont nettement plus élevées sur les deux autres étages et elles peuvent varier dans de grandes proportions au cours de la saison. Enfin il apparaît que les populations sont remarquablement stables du point de vue démographique.

On peut donc conclure que l'analyse des T. P. A. ne permet pas d'expliquer pourquoi les populations, lorsqu'on les examine globalement, s'accumulent sur tel ou tel étage foliaire, au moins pour *A. solani* et *M. persicae*. Il n'en est pas tout à fait de même pour *M. euphorbiae* où l'accumulation de l'espèce sur les étages supérieurs correspond à un T. P. A. plus élevé que sur les autres étages (fig. 3 b et 4 ; Rosporden, 1968).

C. — Distribution spatio-temporelle des stades et formes de pucerons sur chaque étage foliaire.

La valeur du T. P. A. étant le résultat d'un rapport, dépend du « poids » respectif du numérateur et du dénominateur, donc de l'importance des populations des larves de premier stade (L_1) par rapport à celles des larves de troisième stade (L_3), un élément de pondération du rapport étant introduit avec la prise en compte des larves de deuxième stade (L_2). Nous avons donc cherché à savoir quelle était l'évolution respective des populations de chaque élément de la structure démographique dans le temps et sur chaque étage foliaire. Nous ne présentons, dans la figure 5, que trois cas particuliers (Pleyber-Christ, 1967 ; Moustoir-Remungol et Rosporden, 1969) mais nous avons vérifié que les conclusions qui vont suivre s'appliquent aussi aux autres lieux et années, pour *A. solani* et *M. persicae* :

— d'une manière générale il y a une bonne concordance entre l'importance respective des niveaux de populations des L_1 et des virginipares aptères (V. A.) qui les ont déposées sur chaque étage : si par exemple les V. A. sont plus nombreux sur feuilles moyennes que sur feuilles inférieures ou supérieures, il en sera de même pour les L_1 , ce qui laisse supposer que ces jeunes larves ne s'éloignent pas de l'endroit où elles sont nées ; il est d'ailleurs assez curieux de constater que ce sont les feuilles moyennes qui sont le plus fréquentées par les adultes aptères, contrairement à ce que laisse entendre la bibliographie.

— en revanche, à partir du deuxième (*A. solani*, Rosporden, 1969) ou du troisième stade, selon les cas, on observe une redistribution spatiale des larves, tendant à les concentrer préférentiellement sur les feuilles inférieures : cette redistribution caractérise le stade 3, quel que soit l'âge de la plante puisque se manifestant très tôt,

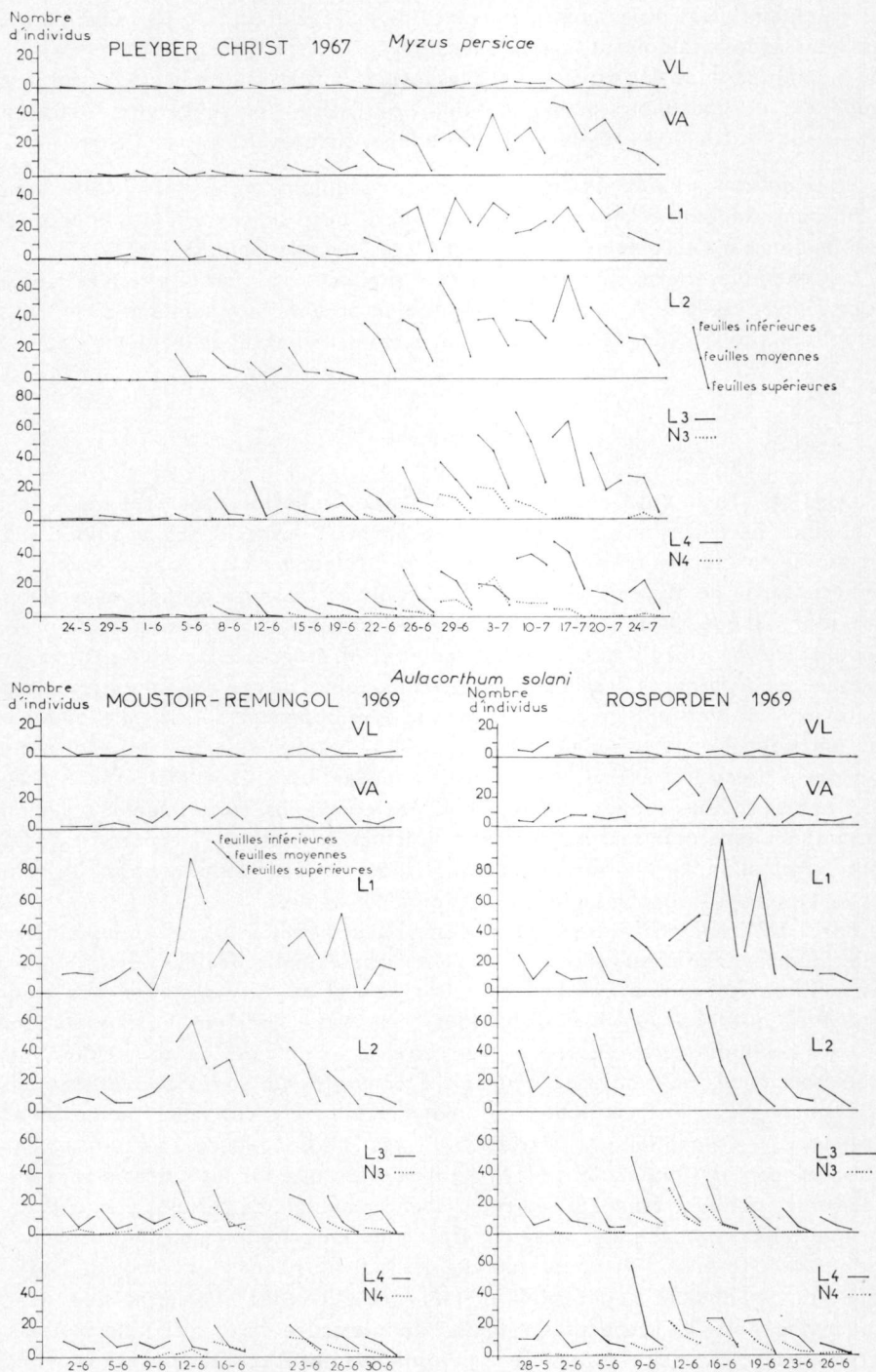


FIG. 5. — Distribution des éléments de la structure démographique des populations de *M. persicae* à Pleyber-Christ en 1967 et d'*A. solani* à Moustoir-Remungol et à Rosporden en 1969, sur feuilles inférieures moyennes et supérieures. L₁, L₂, L₃, L₄ = Larves d'aptères ; N₃, N₄ = Larves d'ailés (nymphes) ; VA = Virginipare aptère adulte ; VL = Virginipare ailée adulte.

elle se poursuit jusqu'à un stade très avancé de la végétation ; de plus elle intéresse aussi bien les formes aptères (L_3) qu'ailées (N_3).

— enfin au stade 4, on assiste, chez les formes aptères (L_4), à une nouvelle modification de la répartition spatiale des individus selon l'étage foliaire, annonçant d'ailleurs la distribution préférentielle des adultes aptères (V. A.) sur l'étage moyen.

En ce qui concerne *M. euphorbiae*, dans nos conditions, un tel cycle de distribution des différents stades et formes ne s'est pas manifesté aussi clairement, tous les individus ayant tendance à s'accumuler sur les étages supérieurs de feuilles.

Ces exemples fournissent des éléments d'explication au fait que ce n'est pas sur l'étage foliaire où le T. P. A. est maximum qu'on observe le maximum d'individus ; ils montrent à cet égard le rôle prédominant joué par les larves de troisième stade.

Discussion

Dans cet article nous avons mis en évidence l'importance de l'espèce *A. solani* et l'absence de synchronisme dans le développement respectif des populations des trois espèces présentes sur pomme de terre en Bretagne où *A. solani* se multiplie la première, suivie de *M. persicae* puis de *M. euphorbiae* : à notre connaissance ces éléments sont tout à fait originaux puisque dans les autres pays *A. solani* n'a, d'après la bibliographie, qu'un rôle extrêmement réduit et *M. euphorbiae* se multiplie plus précocement que *M. persicae*. Il est certain que les modalités de contamination initiale des cultures entrent pour une grande part dans le développement d'*A. solani* et de *M. persicae* dès le début de la saison de culture : les dates d'infestation sont en effet remarquablement précoces (mi-mai) et leur niveau souvent assez élevé (Robert et Rabasse, 1977 ; Robert et Rouze-Jouan, 1978). Dans nos conditions expérimentales, les ailés de contamination colonisent des plantes qui, issues de tubercules conservés au froid avant germination, demeurent physiologiquement jeunes très longtemps : de ce fait elles sont toujours favorables à la multiplication des aptères.

En ce qui concerne la répartition verticale des trois espèces sur les différents étages foliaires, nos observations confirment globalement celles des autres auteurs ; elles montrent cependant que la localisation sur tel ou tel étage n'est pas acquise d'emblée et que les proportions d'individus présents se modifient au cours du temps dans des conditions d'où l'on ne peut exclure les problèmes de compétition inter- et intraspécifique. En analysant la structure démographique des populations, nous avons montré que l'accumulation des individus des espèces telles qu'*A. solani* et *M. persicae* sur l'étage foliaire inférieur n'est pas la conséquence d'un taux potentiel d'accroissement des populations (T. P. A.) plus élevé que sur les autres étages mais, au contraire, semble résulter d'une redistribution spatiale de certains éléments de la structure démographique, des larves de troisième stade notamment. Ce problème de l'analyse précise de la distribution spatiale des individus dans toute étude de la dynamique des populations n'a pas été suffisamment pris en considération en ce qui concerne les pucerons. Ainsi, les recherches effectuées dans le cadre du Programme biologique international (P. B. I.) sur *M. persicae* l'ignorent à peu près complètement : les T. P. A. recueillis en différents pays situés à des latitudes très variées et sur différents cultivars de Pomme de terre sont calculés à partir des nombres d'individus récoltés globale-

ment sur toutes les feuilles des touffes de pomme de terre (vingt touffes par échantillon principal ; Anonyme, 1970) sans distinction d'étage ; Foster et Van Emden (1976) remarquent alors que leurs valeurs sont très nettement inférieures à celles obtenues en laboratoire sous éclairage faible ou sur disques foliaires et ils en déduisent que la pomme de terre est un hôte sub-optimal pour *M. persicae*. Les T. P. A. que nous avons observés en conditions naturelles sur feuilles moyennes et supérieures sont souvent très élevés et nos résultats montrent que leurs valeurs sont la conséquence d'une redistribution permanente de certains éléments de la structure démographique des populations entre les différents étages de feuilles. Aussi du point de vue de l'épidémiologie des viroses transmises par pucerons, il apparaît clairement que cette redistribution spatio-temporelle peut avoir des conséquences importantes sur la rapidité de progression des maladies : nous avons montré en effet (Robert, 1971) qu'il peut exister une grande disparité entre les capacités vectrices intrinsèques des différents éléments démographiques constituant une souche de puceron et dans ces conditions, un individu bon vecteur de virus se localisant préférentiellement sur un étage foliaire particulièrement sensible à la transmission assurera le maximum de chances de propagation de la maladie. Malheureusement, dans l'état actuel des connaissances, le rôle respectif des différents étages foliaires en tant que source ou récepteur de virus est mal défini.

Enfin l'accumulation des aphides sur certains étages foliaires peut faciliter la recherche de leurs hôtes par les Hyménoptères Aphidiides parasites dont nous avons déjà signalé l'abondance en Bretagne sur *A. solani*, très tôt dans la saison (Robert et Rabasse, 1977).

Reçu pour publication en janvier 1979.

Remerciements

Je remercie vivement Joëlle Rouze-Jouan pour sa collaboration et son aide dans le dépouillement des données ainsi que les Techniciens de la Fédération nationale des Producteurs de Plants de Pomme de terre de la région Bretagne qui ont participé aux prélèvements et envois des échantillons.

Summary

Ecological researches on the aphids Aulacorthum solani Klth., Macrosiphum euphorbiae Thomas and Myzus persicae Sulz. in the West of France. I. — Evolution of the spatial distribution of their populations on potato plants.

Spatial distribution and population changes of the aphids *A. solani*, *M. euphorbiae* and *M. persicae* on leaves at three levels up the stem (bottom, middle and top leaves) of potato plants (cultivar *Bintje*) were studied for many seasons in three localities in Brittany. It appears that usually *A. solani* will develop its populations first, *M. persicae* next and *M. euphorbiae* last. The peak densities of the populations may run up to the same values for the three species during the same season (fig. 1) or one of them may become much higher than the two others (*A. solani*, fig. 2 ; *M. persicae*, *M. euphorbiae*, fig. 3).

A. solani and *M. persicae* population densities were shown to decrease and *M. euphorbiae* ones to increase from bottom to top leaves, but every typical distribution is not readily fixed and will vary more or less all along the season. A comparison of the potential increase rate (P. I. R.) for each species on the three types of leaves (fig. 4) showed that in opposition to what might have been expected, the maximum aphid peak density of *A. solani* and *M. persicae* on a given level does not correlate with the maximum corresponding value of the P. I. R. But a detailed study of every aphid stage distribution

according to leaf position (fig. 5) shows they do not share similar « preferences » : the vertical distribution of first instar individuals follows that of apterous adults which deposited them but from either the second instar in some cases or the third in every case, the « preference » is directed towards bottom leaves. This behavioural feature appears mainly responsible for the distributions observed. The consequences of such modifications in the aphids spatial distribution are discussed in relation to studies on population dynamics and virus disease epidemiology.

Références bibliographiques

- ANONYME, 1970. Technical manual : population dynamics group for the I. B. P.-Core Project « Biological controls of Aphids : *Myzus persicae* ». I. B. P. Circular B. C. A.-2.2.6, 19 p.
- BAGNALL R. H., BRADLEY R. H. E., 1958. Resistance to virus Y in the potato. *Phytopathology*, **48**, 121-125.
- BALD J. G., NORRIS D. O., HELSON G. A., 1950. Transmission of potato virus diseases. VI. The distribution of the aphid vectors on sampled leaves and shoots. *Aust. J. Agric. Res.*, **1**, 18-32.
- BRADLEY R. H. E., 1952. Methods of recording aphid (*Homoptera* : *Aphididae*) populations on potatoes and the distribution of species on the plant. *Can. Ent.*, **84**, 93-102.
- DAVIES W. M., 1932. Ecological studies on aphides infesting the potato crop. *Bull. Ent. Soc.*, **23**, 525-548.
- DAVIES W. M., 1934. Studies on aphides infesting the potato crop. II. Aphis survey : its bearing upon the selection of districts for seed potato production. *Ann. appl. Biol.*, **21**, 283-299.
- DEAN G. J., 1973. Aphid colonization of spring cereals. *Ann. appl. Biol.*, **75**, 183-193.
- DONCASTER J. P., GREGORY P. H., 1948. The spread of virus diseases in the potato crop. A. R. C. Rep. Sér. 7 HMSO London, 189 p.
- FERRAR P., 1969. Interplant movement of apterous aphids with special reference to *Myzus persicae* (Sulz.) (*Hem.*, *Aphididae*). *Bull. ent. Res.*, **58**, 653-660.
- FIDLER J. H., 1949. A three years' survey of potato aphids in North-east Yorkshire. *Ann. appl. Biol.*, **36**, 63-75.
- FOSTER G. N., VAN EMDEN H. F., 1976. Population dynamics. In : *Studies in biological Control*. I. B. P. n° 9 (ed. Delucchi V. L.) 71-86. Cambridge University Press.
- HELSON G. A. H., 1958. Aphid populations : Ecology and methods of sampling aphids *Myzus persicae* (Sulz.) and *Aulacorthum solani* (Kltb.). *N. Z. Entomologist*, **2**, 20-23.
- HILLE RIS LAMBERS D., 1972. Aphids : their life cycles and their role as virus vectors. In : Bokx J. A. de (Ed.) : *Viruses of potatoes and seed potato production*. Pudoc Wageningen, 36-56.
- HUGHES R. D., 1962. A method for estimating the effects of mortality on aphid populations. *J. Anim. Ecol.*, **31**, 389-396.
- HUGHES R. D., 1963. Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.). *J. Anim. Ecol.*, **32**, 393-424.
- HUGHES R. D., 1972. Populations Dynamics. In : *Aphid Technology* (ed. Van Emden H. F.), 275-293. Academic Press, London.
- KNUTSON K. W., BISHOP W., 1964. Potato leafroll virus-effect of date of inoculation on percent infection and symptom expression. *Amer. Potato J.*, **41**, 227-238.
- LERMAN I. C., MORA OBREQUE S., PAGES J., ROBERT Y., 1976. Contribution de deux méthodes d'analyse des données dans l'étude de la dynamique d'une population trispécifique de pucerons de la pomme de terre. *Sciences agronomiques Rennes*, 201-215.
- MACKINNON J. P., 1962. Comparative studies between the aphid transmission of potato leaf roll and turnip latent viruses. *Can. J. Botany*, **40**, 525-531.
- NORRIS D. O., BALD J. G., 1943. Transmission of potato virus diseases. 2. The aphis population of potatoes at Canberra during 1940-41. *Coun. Sci. Industr. Res. Aust. Bull.*, **163**, 19-31.
- ROBERT Y., 1971. Epidémiologie de l'enroulement de la pomme de terre : capacité vectrice de stades et de formes des pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. *Potato Res.*, **14**, 130-139.
- ROBERT Y., 1976. Distribution spatio-temporelle des pucerons de la pomme de terre en zone bocagère et en zone arasée. In : *Les Bocages : histoire, écologie, économie*, 1 vol., 586 p., 419-425.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., 1977. Rôle écologique de *Digitalis purpurea* dans la limitation naturelle des populations du puceron strié de la Pomme de terre *Aulacorthum solani* par *Aphidius urticae* dans l'Ouest de la France. *Entomophaga*, **22**, 373-382.
- ROBERT Y., ROUZE-JOUAN J., 1978. Recherches écologiques sur les pucerons *Aulacorthum solani* Kltb., *Macrosiphum euphorbiae* Thomas et *Myzus persicae* Sulz. dans l'Ouest de la France. I. — Etude de l'activité de vol de 1967 à 1976 en culture de pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **10**, 171-185.

- ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1974. Sur l'utilisation des pièges jaunes pour la capture de pucerons en culture de pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6**, 349-372.
- ROBERT Y., BRUNEL E., MALET Ph., BAUTRAIS P., 1976. Distribution spatiale de pucerons ailés et de diptères dans une parcelle de bocage, en fonction des modifications climatiques provoquées par les haies. In : *Les Bocages : histoire, écologie, économie*, 1 vol., 586 p., 427-435.
- SHANDS W. A., SIMPSON G. W., REED L. B., 1954. Subunits of sample for estimating aphid abundance on potatoes. *J. econ. Ent.*, **47**, 1024-1027.
- TAYLOR C. E., 1955. Growth of the potato plant and aphid colonization. *Ann. appl. Biol.*, **43**, 151-156.
- TAYLOR C. E., 1962. The population dynamics of aphids infesting the potato plant with particular reference to the susceptibility of certain varieties to infestation. *Eur. Potato J.*, **5**, 204-219.
- WIGHTMAN J. A., GIBSON R. W., 1972. Comparison of the distributions of the pink and the green biotypes of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thos.), on potato plants. *Pl. Path.*, **21**, 69-72.
-

Le macrobenthos de la basse Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées-Atlantiques

A. NEVEU, L. LAPCHIN * et J. C. VIGNES **

Laboratoire d'Ecologie hydrobiologique, E. N. S. A., Centre de Recherches de Rennes, I. N. R. A.,
65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex

* Laboratoire de Zoologie Centre de Recherches d'Antibes, I. N. R. A., B.P. 78, 06602 Antibes

** Centre d'Hydrobiologie, I. N. R. A., B.P. 3, Saint-Pée-sur-Nivelle, 64310 Ascaïn

Résumé

L'étude du benthos de la Nivelle montre un développement important des *Elminthidae*, *Baetidae*, *Simuliidae* et *Hydropsychidae*.

Baetis rhodani présente trois générations par an, contre deux pour *B. scambus*. *Rhithrogena semicolorata* est univoltin, alors que *R. diaphana* a deux générations. Les larves d'*Ephemerella ignita* sont constituées de deux sous-populations issues soit d'œufs à diapause, soit d'œufs sans diapause ; l'espèce est univoltine.

Les *Leuctridae*, avec *L. fusca* et *L. geniculata*, sont univoltins.

Echinogammarus berilloni présente deux générations par an qui peuvent se séparer par les variations de la taille des femelles gravides.

Potamopyrgus jenkensi se développe en plus d'un an, avec une vie adulte variable. La croissance est restreinte au printemps ; l'été, il y a une migration vers les zones calmes et un retour dans les zones lotiques à l'automne.

Le développement important de certains composants (*Hydropsychidae*, *Wilhelmia* sp., *Baetis rhodani*, *Ephemerella ignita*, *Leuctra* sp.) est le signe d'une certaine pollution organique. Ces résultats sont confirmés par les variations de l'indice de diversité. Des périodes de destructuration du peuplement sont mises en évidence par le modèle de Motomura.

Les valeurs de P/B calculées sur les cohortes demandent une bonne appréciation des cycles de développement. Ces valeurs sont sensiblement constantes, sauf en cas de sous-estimation de certains stades, soit par le filet, soit à la suite de migrations. Le taux de renouvellement de la biomasse moyenne du peuplement est proche de 5, ce qui correspond à une production de 77,85 g/m²/an pour les zones de cailloux.

I. — Introduction

Depuis l'installation d'un nouveau Centre de Recherches Hydrobiologiques de l'I. N. R. A. près de Saint-Pée-sur-Nivelle, orienté vers l'écologie des Salmonides, il semble nécessaire d'étudier les caractéristiques physiques et biologiques de ce petit fleuve : la Nivelle.

L'étude climatique, hydrographique et hydrologique de la Basse Nivelle (Lapchin, Neveu, sous presse A) a mis en évidence les principales caractéristiques de ce milieu.

Le climat conjugue une forte pluviosité annuelle (1 700 mm) et des orages d'été violents. La température de l'eau est relativement stable : 97 p. 100 des moyennes hebdomadaires se situent entre 5 et 20 °C. Les maximums d'été peuvent cependant être élevés (23 °C).

L'hydrologie est caractérisée par de grandes fluctuations du débit : les crues sont soudaines et violentes, les étiages prononcés. Le rapport entre le débit maximum et l'étiage peut être de 240. La transparence de l'eau est médiocre les deux tiers de l'année. L'analyse chimique met en évidence une pollution insidieuse, en relation avec les activités agricoles et touristiques du bassin.

Tous ces paramètres montrent que la Nivelle présente un certain nombre de facteurs limitants quant au développement d'un peuplement pisciaire stable.

Cette étude de la qualité du milieu peut aussi être effectuée par l'analyse du peuplement benthique, source d'énergie pour les poissons. Des prélèvements ont été effectués dans un secteur situé à 12 km de l'estuaire. Seuls les groupes les plus abondants sont étudiés en détail. Deux familles ont déjà été analysées en rapport avec leur rôle de filtreur de la matière organique : les *Simuliidae* et les *Hydropsychidae* (Neveu, Lapchin, sous presse ; Lapchin, Neveu, sous presse B).

L'étude des facteurs physico-chimiques ayant montré une certaine similitude, surtout au niveau thermique, entre la Nivelle et son affluent le Lissuraga, ce ruisseau servira de base de comparaison pour certaines espèces. En effet l'écologie du benthos de ce petit cours d'eau est étudiée depuis plusieurs années (Thibault, 1971 A, B ; Neveu, 1972, 1973 ; Tiberghien, 1976).

II. — Techniques et méthodes d'étude

Les zones de courant étant non seulement les plus productives, mais aussi les plus caractéristiques d'un cours d'eau à Salmonides, les échantillons ont été prélevés uniquement dans celles-ci. Les fonds, souvent inaccessibles, ne sont pas étudiés.

Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un filet de Surber de 0,1 m² et possédant une ouverture de maille de 0,25 mm. Chaque échantillon sur cailloux est constitué par trois prélèvements (soit 0,3 m²), relevés tous les mois de mars 1973 à juin 1974 et fixés au formol sur place. Parallèlement un échantillon fut prélevé au niveau des herbiers à renoncules, en plaçant le filet en arrière d'une touffe et en coupant des tiges avec des ciseaux à différents niveaux. Ces relevés sont rapportés au volume de renoncules récoltées.

Le secteur d'étude se trouve dans la zone à barbeaux d'Huet (1949). Au moment des prélèvements, il était constitué pour 50 p. 100 de sa surface par des cailloux, pour 37 p. 100 par des sables et limons, pour 7 p. 100 par de la roche schisteuse et pour 6 p. 100 par des cailloux recouverts de renoncules (fig. 1). Cette dernière estimation dépend de la saison : l'été les renoncules peuvent recouvrir 10 p. 100 du faciès lotique, contre 1 à 2 p. 100 l'hiver. Elles peuvent disparaître complètement à la suite de crues violentes comme en juin 1977 (Lapchin, Neveu, sous presse A).

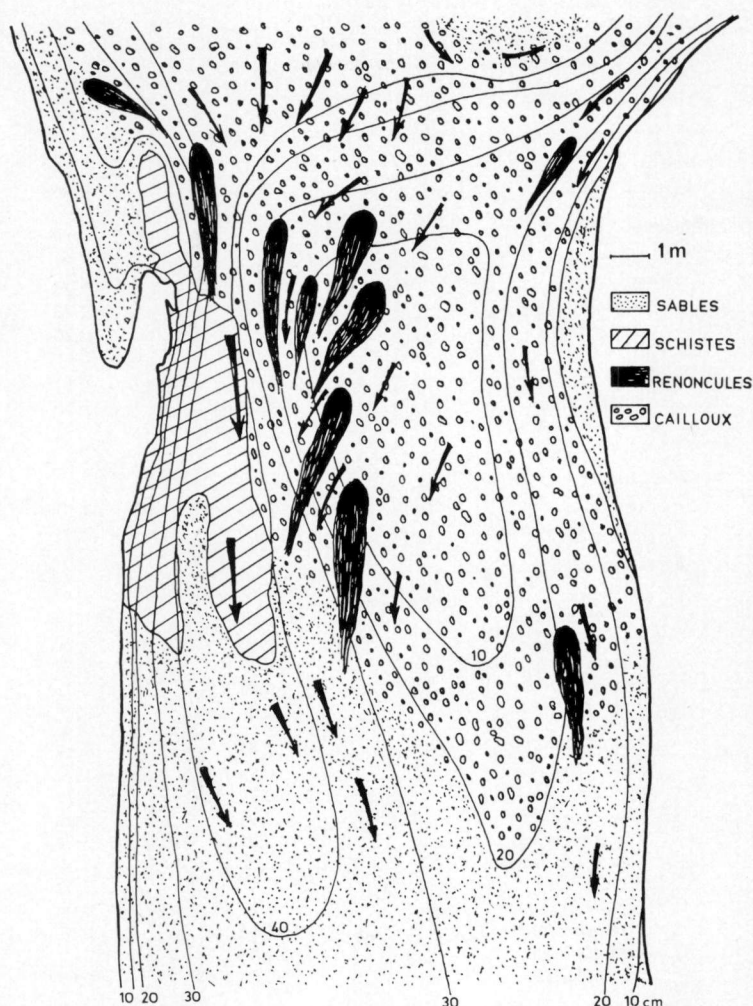


FIG. 1. — Plan du secteur d'échantillonnage (isobathes tous les 10 cm).

La vitesse du courant est particulièrement élevée au niveau des cailloux : 0,80 à 1,30 m/s, elle peut être presque nulle dans certaines zones limoneuses.

III. — Composition faunique

Certains groupes difficiles à échantillonner ne sont pas étudiés : Nématodes, Hydracariens, etc... La présence de lombricides exogènes, très variable suivant la pluviométrie, peut influencer les évaluations pondérales, c'est pourquoi tous les oligochètes ont été éliminés. Ceci d'autant plus que les *Tubificidae* et autres groupes dulcicoles sont très peu abondants dans la zone d'étude.

TABLEAU 1

Composition faunique moyenne en effectifs et biomasses (p. 100)
du macrobenthos des zones de cailloux de la Nivelle

	Nombre	Biomasse
Planaires	0,22	0,20
Hirudinées	0,02	0,40
Mollusques		
Ancylidae	0,94	1,17
Neritidae	0,11	1,20
Hydrobiidae	0,81	2,48
Sphaeriidae	0,13	0,26
Crustacés		
Gammaridae	3,06	17,55
Insectes		
Plécoptères		
Leuctridae	7,53	4,53
Taeniopterygidae	0,02	0,01
Ephéméroptères		
Baetidae	9,03	6,71
Ephemerellidae	6,56	11,02
Ecdyonuridae	4,05	9,80
Caenidae	0,17	0,04
Leptophlebiidae	0,01	0,01
Trichoptères		
Hydropsychidae	3,47	19,19
Rhyacophilidae	0,14	1,13
Psychomyiidae	0,20	0,22
Polycentropidae	0,05	0,08
Philopotamidae	0,01	0,07
Glossosomatidae	0,27	0,30
Leptoceridae	0,03	0,02
Lepidostomatidae	0,02	0,04
Sericostomatidae	0,03	0,03
Hydroptilidae	0,04	0,03
Limnephilidae	0,01	0,09
Coléoptères		
Elminthidae	43,27	14,28
Hydraenidae	0,20	0,06
Gyrinidae	0,30	0,09
Diptères		
Chironomidae	17,07	2,24
Simuliidae	1,59	0,75
Athericidae	0,16	2,69
Tipulidae	0,06	1,35
Ceratopogonidae	0,11	0,01
Empididae	0,08	0,01
Hémiptères		
Aphelocheiridae	0,12	1,30
Odonates		
Gomphidae	0,01	0,51
Total		
N/m ²	12 273	—
mg/m ²	—	16 032,4

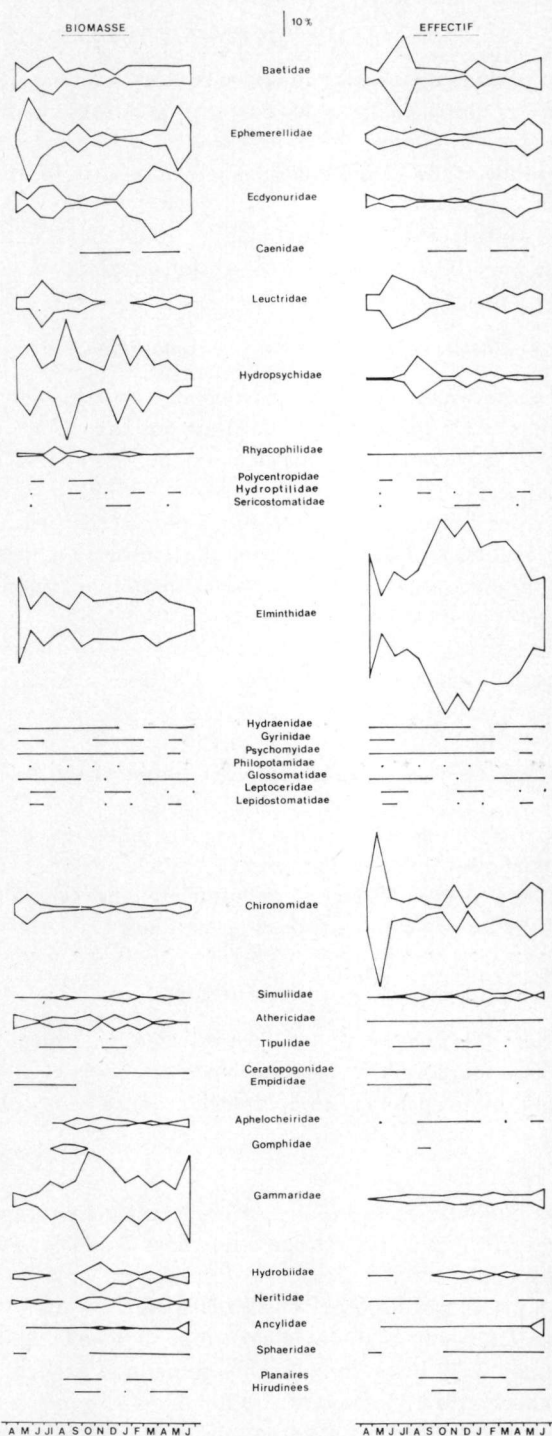


FIG. 2. — Composition numérique et pondérale du macrobenthos des zones de cailloux.

1. — Composition faunique moyenne

Au cours de la période d'étude la faune des cailloux est dominée numériquement par les *Elminthidae*, les *Chironomidae* et les *Baetidae*, pondéralement par les *Hydropsychidae*, les *Gammaridae*, les *Elminthidae* et les *Ephéméroptères* (tabl. 1).

La densité moyenne est de 12 273 individus par m² pesant 16,03 g soit 1,30 mg par individu.

Les renoncules sont essentiellement peuplées de *Simuliidae*. La densité moyenne est de 10 977 individus par 100 cm³ pesant 7,43 g, soit un poids moyen de 0,57 mg par individu.

2. — Variations mensuelles de la composition faunique

L'importance numérique relative des *Elminthidae* est très nette de la fin de l'été au printemps suivant, mais leur petite taille n'est pas favorable à leur importance pondérale (fig. 2). Si leur biomasse est relativement stable, elle ne dépasse guère 20 p. 100 du total.

Les autres groupes présentent des variations plus accentuées, ainsi les *Ephéméroptères*, les *Leuctridae*, les *Hydropsychidae* sont abondants du printemps à l'été et ceci est encore plus net au niveau de leurs biomasses. L'abondance numérique des *Chironomidae* est variable pour une biomasse faible mais stable.

Certaines familles relativement peu abondantes représentent une biomasse notable, c'est le cas des *Gammaridae*, des *Athericidae*, des *Aphelocheiridae*.

IV. — Cycles de développement des principaux composants

Il est possible, à partir de mensurations sur les individus, de suivre l'évolution des populations spécifiques les plus abondantes.

Le peuplement des renoncules étant trop faible en dehors des *Simuliidae*, les résultats ne portent que sur les prélèvements dans les cailloux.

1. — Ephéméroptères

Les larves de *Baetidae*, *Ephemerellidae*, *Ecdyonuridae* et *Caenidae* sont suffisamment représentées pour être étudiées. Ce n'est pas le cas des *Leptophlebiidae* avec *Habroleptoides modesta* Hagen, ni de certains *Ecdyonuridae* du genre *Ecdyonurus* sp.

A) *Baetidae*

Au niveau des cailloux, cette famille est représentée par *Baetis rhodani* Pictet (76 p. 100), *B. scambus* L. (22 p. 100) et quelques rares *B. alpinus* Pictet, *B. muticus* L. *B. niger* L. et *Baetis* sp. (2 p. 100).

Seules les deux premières espèces peuvent être étudiées au niveau de leur cycle.

Pour *B. rhodani* les derniers stades d'avril-mai sont nettement plus grands que ceux de juin-juillet (fig. 3 A). Il y a donc un changement de génération conformément aux résultats de Benech (1972 A). De mai à juillet il y a apparition massive de jeunes stades dont on peut suivre la croissance rapide et qui donneront les petits adultes d'été. En novembre les derniers stades sont déjà plus grands, ils ne peuvent être issus

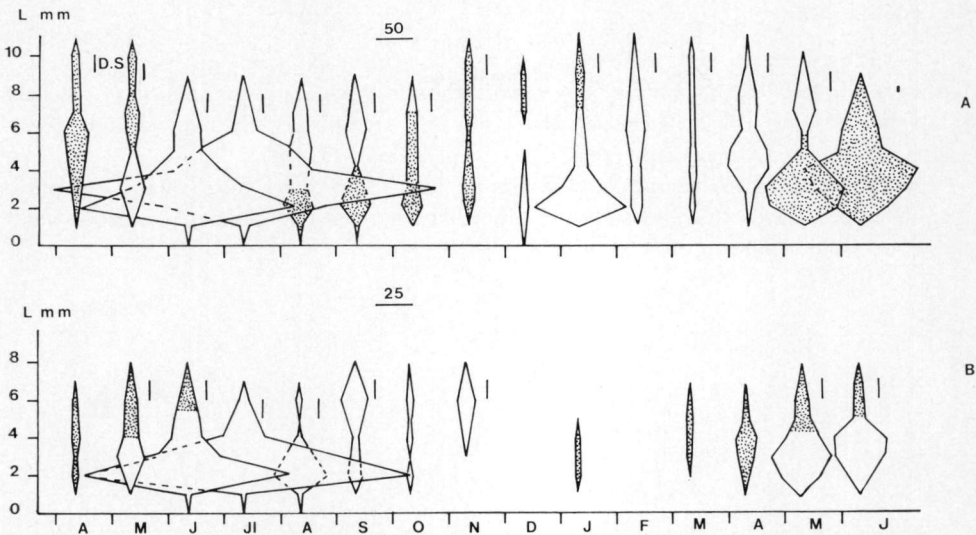


FIG. 3. — Evolution mensuelle des populations larvaires de Baetidae (D. S. = dernier stade).

A) *B. rhodani* Pictet.
B) *B. scambus* L.

que de jeunes stades nés en été, à développement ralenti par la baisse thermique de septembre. Les grands adultes d'hiver donnent les jeunes larves de décembre-janvier ; ces larves évoluent pour donner les adultes de mars-avril à tailles décroissantes. En mai 1974 apparaît une nouvelle cohorte de jeunes larves correspondant à la génération estivale.

Si l'on compare ces résultats avec ceux obtenus sur le Lissuraga (Thibault, 1971 ; Benech, 1972 A), le maximum de densité larvaire est décalé en juin-juillet au lieu de mai-juin, soit d'environ un mois. Pour le reste de l'année les résultats sont comparables. Ceci peut s'expliquer par un réchauffement plus rapide des eaux sur le Lissuraga et par de meilleures conditions trophiques (diatomées).

La faiblesse de la cohorte qui apparaît en août-septembre, associée à une forte réduction du peuplement entre juillet et août, pourrait être la conséquence de mortalités estivales importantes en relation avec un niveau thermique trop élevé ; c'est ce que constate Benech (1972 B) sur le Lissuraga.

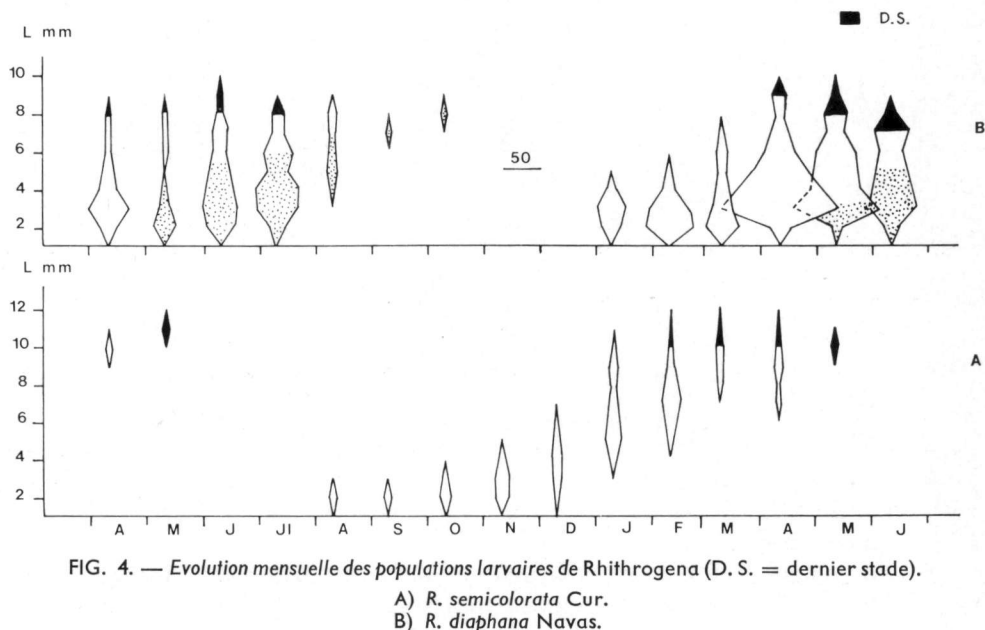
B. scambus se différencie peu de *B. fuscatus* à l'état larvaire, mais l'élevage d'un grand nombre de larves matures n'a donné qu'un seul imago mâle de *B. fuscatus* pour de nombreux *B. scambus*. Par conséquent l'on peut considérer que l'étude de l'évolution des structures larvaires dans le temps concerne essentiellement cette dernière espèce.

B. scambus se développe différemment de *B. rhodani*, l'espèce est plus petite, mais présente néanmoins des variations de taille au niveau du dernier stade (fig. 3 B). Il est possible de suivre une première cohorte de mai à juillet, puis une seconde ayant une croissance plus lente et des effectifs réduits, qui donne les plus grands adultes en mai-juin. Il n'y a donc que deux générations, synchrones de celles observées par Thibault (1971 B) sur le Lissuraga.

B) *Ecdyonuridae*.

Les *Ecdyonurus* sp. sont beaucoup trop peu nombreux pour une quelconque étude. Les larves de *Rhithrogena* sont par contre très abondantes avec *R. semicolorata* Curtis et *R. diaphana* Navas ; *R. picteti picteti* Sowa n'a été rencontrée qu'à l'état de quelques exemplaires, elle se développe plus en amont (Thibault, 1971 B).

R. semicolorata est la moins abondante des deux, mais elle atteint la plus grande taille. L'évolution des structures larvaires montre que cette espèce est univoltine avec des derniers stades de février à mai (fig. 4 A).



R. diaphana est une espèce plus petite et plus tardive au printemps (fig. 4 B). Les larves au dernier stade apparaissent en avril, la taille diminue légèrement d'avril à juin, ceci correspond à la génération hivernante dont les dernières larves écloses ont une croissance rapide. Une nouvelle cohorte de petites larves apparaît en mai, elle rejoint rapidement la fin de la précédente. Au cours de l'été la croissance semble ralentie et la densité larvaire diminue fortement, à l'automne il reste quelques larves correspondant à une deuxième génération. L'importance de cette génération est variable et en octobre 1977 elle fut particulièrement abondante avec des densités quinze à vingt fois supérieures. Les œufs d'automne se développent plus lentement, c'est pourquoi les jeunes larves n'apparaissent dans les échantillons qu'au mois de janvier.

A noter qu'il est difficile de séparer les jeunes larves des deux espèces, mais l'apparition brusque d'une nouvelle cohorte à partir de janvier ne peut provenir que des derniers œufs pondus, c'est-à-dire ceux de *R. diaphana*. Par ailleurs la densité des deux espèces étant très différente, ceci donne un autre critère de séparation à partir de la forme des histogrammes.

L'association spatio-temporelle de ces deux espèces n'est pas sans rappeler celle rencontrée par Thibault (1971 B) sur le Lissuraga, entre *R. semicolorata* et *R. picteti* Sowa. Lorsque les espèces sont présentes ensemble, elles ont des tailles très différentes, afin de minimiser une éventuelle compétition.

C) *Caenidae*.

Cette famille est représentée uniquement par *Caenis rivulorum* Eat. dont le cycle est annuel (fig. 5). Le développement de cette espèce est comparable à celui observé

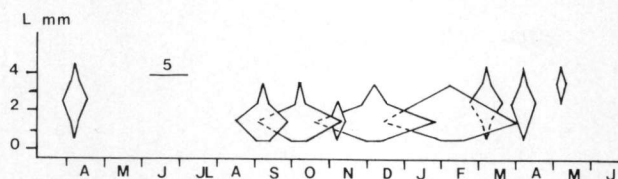


FIG. 5. — Evolution mensuelle des populations larvaires de *Caenis rivulorum* Eat.

par Thibault (1971 B) sur le Lissuraga. La seule différence réside dans l'absence de larves, capturables par le filet, au cours de l'été, malgré l'emploi de la même taille de maille.

D) *Ephemerellidae*.

Cette famille est représentée par une seule espèce : *Ephemerella ignita* Poda.

Le développement d'*E. ignita* pose depuis plusieurs années quelques problèmes d'interprétation. Macan (1957), Maitland (1965) signalent l'espèce comme univoltine avec une absence de larves pendant 8 à 9 mois. Par contre Thibault (1971 B), Bass (1976) trouvent des jeunes stades presque toute l'année. C'est pourquoi Thibault suggère une diapause embryonnaire sous contrôle de la température et de la photopériode, Bohle (1972) ne trouve que l'influence de la température et Elliot (1978) confirme en grande partie les résultats de Thibault par des études expérimentales.

On peut examiner les faits dans les conditions de la Nivelle. En premier lieu, les derniers stades, proches de l'émergence (ébauches alaires noires), montrent des différences de taille au cours de l'année (fig. 6 A et B). Les premiers qui apparaissent en mai sont nettement plus grands que ceux de juin, il y a donc une différence dans l'histoire de la croissance de ces deux groupes. Ensuite la taille reste faible et stable au cours de l'été, à l'automne elle augmente légèrement. Ce phénomène se remarque encore mieux au niveau de l'ensemble des derniers stades (ébauches alaires visibles, mais pas forcément noires). On peut donc, dès maintenant, considérer que les premiers adultes sont issus d'une population larvaire à développement lent, ceux qui sortent ensuite, à partir de juin, sont issus de larves à développement plus rapide.

En ce qui concerne les jeunes stades, il y a un apport continu avec cependant trois périodes plus intense : en avril-mai, en juillet-août et en hiver.

D'après les résultats expérimentaux de Bohle (1972) sur la diapause estivale, les premiers œufs, qui sont déposés dans une eau à 12-13 °C, mettraient théoriquement plusieurs centaines de jours à éclore si la température restait constante. Ce phé-

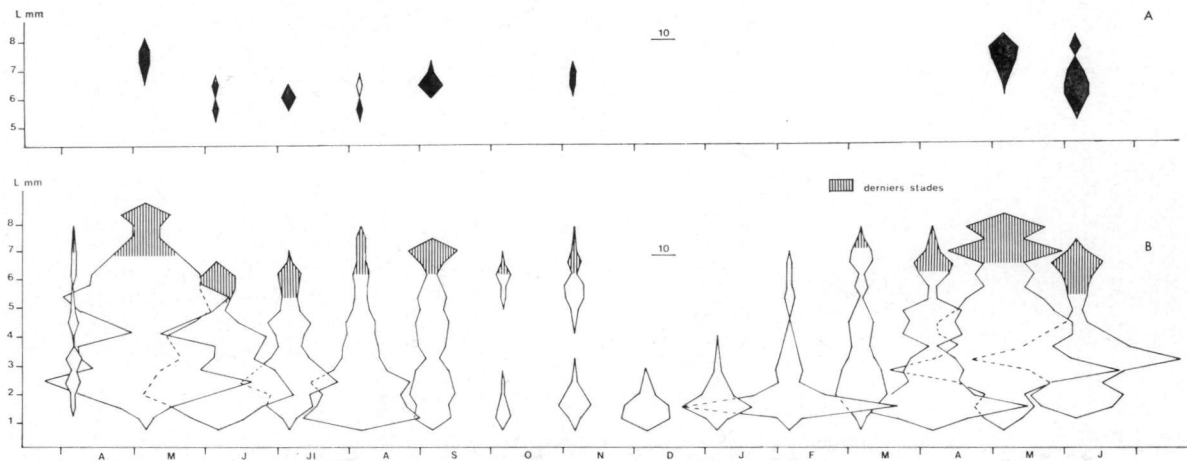


FIG. 6. — Evolution mensuelle des populations larvaires d'*Ephemerella ignita* Poda.

A) Derniers stades en préemergence (ébauches alaires noires).

B) Tous les stades larvaires ensemble.

nomène s'accroissant avec l'élévation de température de juin (16 °C), de juillet (19 °C) et jusqu'en septembre.

En appliquant les principes de cet auteur, les jeunes larves de mars à mai, quantitativement les plus importantes, correspondent alors aux pontes estivales bloquées dès le départ, même au niveau du prédéveloppement (avant le stade 10 de Bohle). La diapause est levée progressivement par les températures de l'hiver, le post-développement est rapide au cours du printemps avec la croissance thermique, il en est de même de la croissance larvaire. Cette cohorte donne les petits adultes de l'été. Ces résultats sont confirmés par ceux d'Elliot (1978) sur les taux d'éclosions dans des conditions expérimentales comparables.

La vague de jeunes larves, qui se développent à partir de l'automne, est issue de pontes déposées dans une eau en ascension thermique (avril-mai), avec prédéveloppement rapide et un blocage au stade 10 en été. Le rafraîchissement automnal lève progressivement cette diapause. La croissance larvaire est ensuite ralentie par l'hiver, ce qui a pour conséquence de produire de grands individus au printemps. Ces résultats correspondent aux éclosions progressives d'Elliot, lorsque les températures d'automne-hiver sont relativement clémentes.

Reste le groupe de jeunes larves de juillet-août que l'on peut considérer comme issues des dernières pontes, à la fin de l'été, déposées dans une eau en chute thermique. Il faudra alors au moins 2 mois de prédéveloppement et 6 mois pour lever la diapause. Ces jeunes larves se retrouvent alors en eau chaude et subissent de forte mortalité, elles pourraient donner quelques rares adultes à l'automne.

Pour Elliot les œufs pondus en mai-juin dans une eau à $\pm 13^\circ$ se développent théoriquement le plus rapidement (3 mois). La température continuant à croître (dès juin il y a 16 à 17°) il y a alors ralentissement (5 à 6 mois). Autrement dit il se peut que quelques jeunes larves d'août soient issues des premières pontes. Il est cependant peu probable qu'elles puissent donner des adultes, car Elliot et Bohle signalent d'importantes mortalités aux températures estivales supérieures ou égales à 19°. Comme par ailleurs les derniers stades d'automne sont plus grands, donc issus de larves à croissance ralentie, ils ne proviennent pas de ce groupe de jeunes larves.

Enfin les quelques différences qui existent avec les résultats de Bohle peuvent être dues à des seuils de réaction légèrement différents, sans oublier une action éventuelle des fluctuations de température. Le rôle de la photopériode, comme le supposait Thibault, reste à démontrer et, en accord avec Macan (1974), nous pensons que la présence d'une seconde génération, même partielle, tant sur le Lissuraga que sur la Nivelle, reste hypothétique.

2. — Plécoptères

Ils sont constitués essentiellement par *Leuctra geniculata* Steph. et *Leuctra fusca* Linné. Quelques *Leuctra hippopus* K. et *Taeniopteryx* sp. ont été récoltés, mais la faiblesse des échantillons (sept et douze exemplaires) ne permet pas d'analyse.

Leuctra fusca est univoltin avec des émergences imaginaires à l'automne (fig. 7 A). Ces résultats sont conformes à ceux de Dumas et Lavandier (1970) obtenus dans les Hautes-Pyrénées et ceux de Thibault (1971 A) sur le Lissuraga.

Leuctra geniculata présente une légère précocité sur l'espèce précédente, mais reste univoltine (fig. 7 B). Cette espèce présenterait la particularité de passer des

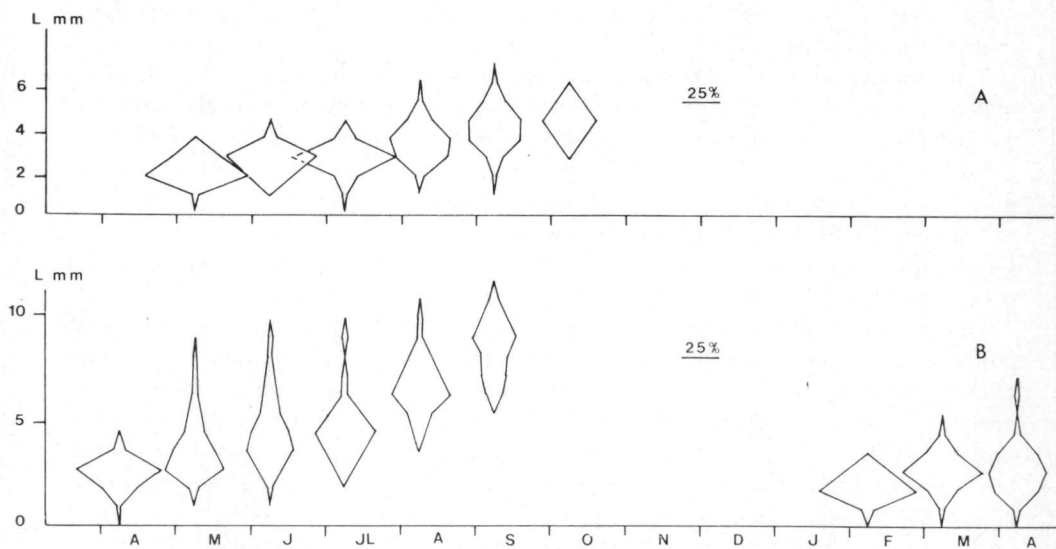


FIG. 7. — Evolution mensuelle des populations larvaires de Leuctridae.

A) *L. fusca* L.B) *L. geniculata* Steph.

zones de courant rapide à des zones calmes avant l'émergence (Hynes, 1941 ; Berthelémy, 1966). Ceci explique la brusque disparition des derniers stades dans les échantillons d'été des zones rapides de la Nivelle.

3. — Trichoptères

La famille des *Hydropsychidae* est de loin la plus abondante avec 80,7 p. 100 du total des individus. Elle est représentée par trois espèces : *Hydropsyche pellucidula* Cur., *H. siltalai* Döhl. et *Cheumatopsyche lepida* Pictet. Son étude a été effectuée par ailleurs (Lapchin, Neveu, sous presse B).

Les autres familles sont nombreuses, mais peu abondantes :

- Les *Glossosomatidae* (6,3 p. 100) avec surtout *Agapetus fuscipes* Cur. et *A. delicatulus* McLachlan.
- Les *Psychomyiidae* (4,6 p. 100) avec *Psychomyia pusilla* Fabricius.
- Les *Rhyacophilidae* (3,4 p. 100) avec *Rhyacophila denticulata* McL. associé à quelques *R. relict* McL., *R. meridionalis* Pict. et *R. eatoni* Despax.
- Les *Polycentropidae* (1,3 p. 100) avec *Polycentropus flavomaculatus* Pictet.
- Les *Hydroptilidae* (1,1 p. 100) avec des *Oxyethira* sp., des *Ithytrichia* sp. et des *Hydroptila* sp.
- Les *Leptoceridae* (0,7 p. 100).
- Les *Lepidostomatidae* (0,7 p. 100) avec *Lasiocephala basalis* Kol.
- Les *Sericostomatidae* (0,7 p. 100) avec *Sericostoma personatum* Spence.
- Les *Philopotamidae* (0,3 p. 100).
- Les *Limnophilidae* (0,3 p. 100).

4. — Diptères

La famille des *Chironomidae* est la plus abondante mais les larves ne peuvent se déterminer correctement. On peut signaler la présence de nombreux *Eukiefferiella* sp., *Cricotopus* sp., *Orthocladius* sp., etc...

Les *Simuliidae*, également bien représentées surtout dans les herbiers à renoncules, ont été étudiées dans un autre article (Neveu, Lapchin, sous presse). Le genre *Wilhelmia* représente 90 p. 100 du peuplement avec *W. lineata* Mg. *W. equina* L. et *W. mediterranea* Puri. Les autres espèces sont : *Odagmia ornata* Mg, *Eusimulium aureum* Fries, *Simulium rheophilum* Knoz, *S. variegatum* Mg et *S. reptans* L.

Les *Tipulidae* (*sensu lato*) comprennent surtout des *Tipula* sp. d'origine plus ou moins exogène à la suite des crues, accompagnées de quelques *Dicranota* sp., *Elaeophila* sp. et *Hexatoma* sp.

Les *Ceratopogonidae* sont représentées par des *Palpomyia* sp. et des *Neostilobezzia thibaulti* Neveu.

Les *Athericidae* sont composés pour 47 p. 100 d'*Atherix marginata* Fab., pour 32 p. 100 d'*Atrichops crassipes* Mg et pour 21 p. 100 d'*Atherix ibis* Fab. ; cette composition se rapproche de celle de la partie aval du Lissuraga où les cycles ont été étudiés en détail (Neveu, 1976).

Les *Empididae* sont représentés par des larves de *Weidemannia* sp. et d'*Hemerodromia* sp.

5. — Coléoptères

Ils sont constitués par trois familles d'inégale abondance. La plus faible est celle des *Hydraenidae* avec différentes espèces du genre *Hydraena*, récoltées uniquement au stade imaginal. Ensuite il y a les *Gyrinidae* avec une seule espèce : *Orectochilus vilosus* Müll. caractéristique des eaux courantes. Enfin la famille des *Elmthidae* est la plus abondante et représente même la population d'insectes la plus dense. Mais sa complexité tant sur le plan taxinomique que par la faible taille des larves, n'en permet pas une étude aisée, elle sera réalisée ultérieurement. On peut signaler que 67 p. 100 des captures (larves + adultes) sont représentés par des *Esolus parallelipedus* Müll., 28 p. 100 par des *Dupophilus brevis* Muls et Rey, 2 p. 100 par des *Limnius* sp., 2 p. 100 par des *Elmis* sp., 1 p. 100 par *Oulimnius* sp., quelques rares individus d'*Hydrocyphon deflexicollis* Müll. et de *Riolus* sp.

6. — Gammaridae

Ils sont représentés uniquement par *Echinogammarus berilloni* Catta. En fait les variations de la chaetotaxie uropidienne aussi bien qu'antennaire, tant au niveau de femelles que des juvéniles, ne permet pas une séparation aisée avec *E. aquifer* Pinkster, sauf au niveau des mâles adultes (Pinkster, 1973). Cependant cette dernière espèce est d'après cet auteur une espèce de ruisselets, cette localisation apporte un critère écologique supplémentaire pour expliquer son absence de la basse Nivelle.

L'examen des histogrammes de fréquences montre une grande hétérogénéité du peuplement, avec la présence quasi continue de toutes les tailles (fig. 8).

En ne considérant que la densité des juvéniles inférieurs ou égaux à 2,5 mm de longueur totale, on observe deux maximums en été et en hiver (fig. 9 A). Si l'on consi-

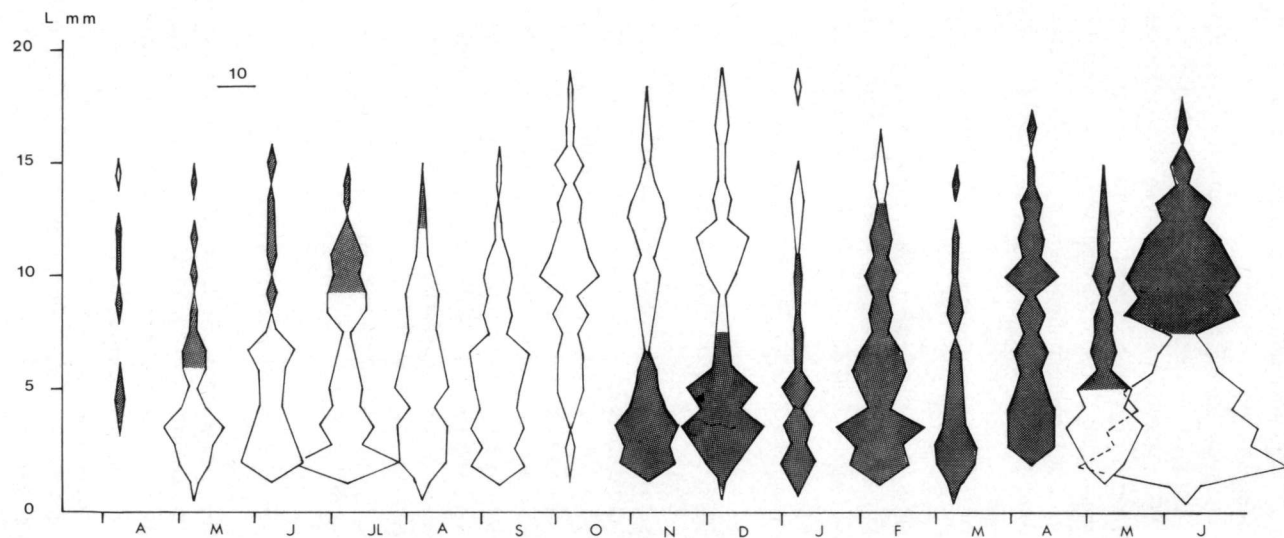


FIG. 8. — Evolution mensuelle des populations d'*Echinogammarus berilloni* Catta.

dère par ailleurs, que tous les animaux supérieurs à 7,5 mm sont des adultes, le pourcentage de femelles par rapport à ce total d'adultes passe par un maximum en été et un autre en hiver. Ce fait est encore plus net avec le pourcentage de femelles par rapport aux adultes de 7,5 à 10,8 mm, c'est-à-dire l'intervalle où se trouvent toutes les femelles adultes ; au-dessus de 10,8 mm il n'y a que des mâles (fig. 9 B, C).

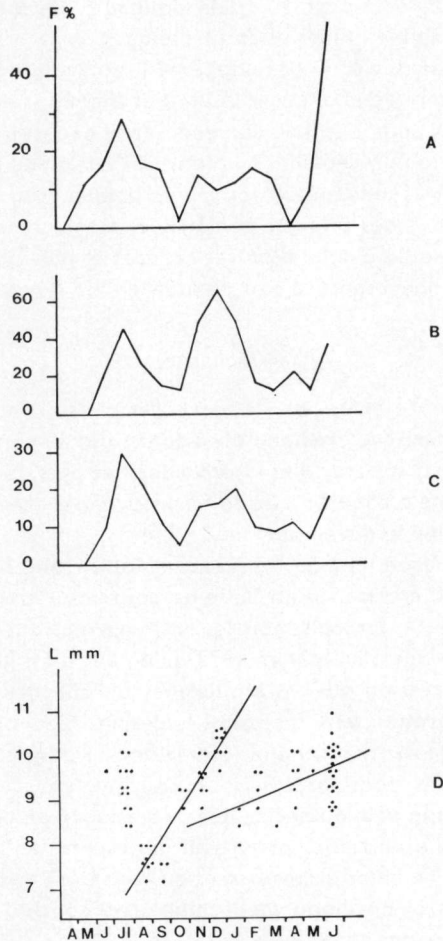


FIG. 9. — Variations de la densité et de la taille de différents stades d'*Echinogammarus berilloni* Catta.

- A) Variations de la densité des juvéniles inférieurs à 2,5 mm de longueur totale.
- B) Fréquence des femelles gravides pour les stades de 7,5 à 10,8 mm de longueur totale.
- C) Fréquence des femelles gravides pour les stades supérieurs à 7,5 mm de longueur totale.
- D) Variations mensuelles de la taille des femelles gravides.

Enfin le dernier fait intéressant est la présence de variations mensuelles de la taille des femelles gestantes (fig. 9 D). Ainsi en août-septembre les femelles sont les plus petites de l'année, ensuite la taille augmente régulièrement jusqu'en décembre. Ces variations se rapprochent de celles de *Gammarus pulex* L. observées par Hynes (1955) et Nilsson (1977). Dès le mois de janvier, il y a apparition de nouvelles petites

femelles, on peut donc admettre que celles-ci sont plus jeunes, puisqu'elles ont sensiblement la taille de celles d'octobre. Cette nouvelle cohorte est ensuite constituée de femelles de plus en plus grandes en rapport avec leur vieillissement. L'on a donc deux cohortes de femelles au cours d'une année dont la croissance en taille est sensiblement linéaire : pour la première $L = 4,12 + 0,68 D$ (L étant la longueur totale en mm et D le temps en mois depuis le début de l'étude) avec $r = 0,93$ pour $n = 33$, pour la deuxième $L' = 7,22 + 0,16 D$ avec $r = 0,44$ pour $n = 38$, la croissance des adultes est donc beaucoup plus faible l'hiver et au printemps.

Tous ces faits font penser à un développement polyvoltin avec deux générations annuelles dont on peut maintenant tracer les limites (fig. 8). Il est très difficile de séparer les deux générations en juin-juillet, car une partie des jeunes adultes rejoint ceux qui restent de la génération précédente. A noter que l'effectif de juin 1974 est probablement surestimé, soit sous l'influence d'apports exogènes, soit pour des raisons trophiques (concentration sur des paquets de détritus).

Le cycle est comparable à celui d'autres espèces et plus particulièrement à celui de *Gammarus fasciatus* Say espèce d'eau chaude en été (Hynes, 1955 ; Roux, 1970).

7. — Mollusques

Les *Neritidae* sont représentés par *Theodoxia fluviatilis* L., les *Ancylidae* par *Ancylus fluviatilis* Müll. et les *Sphaeridae*, très peu abondants, par le genre *Sphaerium* sp. dont les espèces sont difficiles à séparer. Les *Hydrobiidae*, les plus abondants, sont présents avec uniquement la forme à coquille lisse de *Potamopyrgus jenkinsi* var. *ecarinata* Smith, il est possible d'en étudier le développement.

L'examen des histogrammes de fréquence, montre une brusque apparition de juvéniles à l'automne, la croissance est lente au cours de l'hiver et démarre rapidement au printemps (fig. 10). En trois mois les *Potamopyrgus* atteignent leur taille définitive, ceci se remarque très bien tant en 1973 qu'en 1974. En juillet-août, il n'y a pas de captures, on a l'impression que les Mollusques ont disparu de la zone d'étude, il semble y avoir une migration vers les zones lenticules. Ceci peut s'expliquer par le développement estival de certaines algues filamenteuses dans ces zones, associé à une diminution des diatomées dans les zones de courant, consécutive à la croissance thermique. Cette migration peut aussi être liée à la période de reproduction intense. A partir de septembre, il y a un retour progressif des adultes en même temps qu'apparaissent les juvéniles. Les adultes disparaissent au cours de l'hiver, juste avant la maturité de leurs descendants. Le développement complet est donc de 12 à 18 mois, peut-être même 24 mois pour quelques rares individus.

Ces résultats se rapprochent de ceux obtenus en élevage par Yacine Kassab (1975) qui trouve un développement de 20 à 22 mois, avec une reproduction, dans les conditions naturelles, de juillet à septembre et apparition des jeunes en août-septembre. Les facteurs trophiques seraient primordiaux quant à la présence et à l'abondance de l'espèce.

A noter que Doby *et al.* (1965) émettent l'hypothèse d'une certaine incompatibilité avec les autres mollusques, or la Nivelle, riche en *Potamopyrgus*, est en effet d'une certaine pauvreté malacologique, il en est de même de ses affluents comme le Lissuraga. Mais il se peut aussi que les *Potamopyrgus* colonisent en fait les milieux peu favorables aux autres mollusques ne serait-ce que par leur taux de calcium peu élevé.

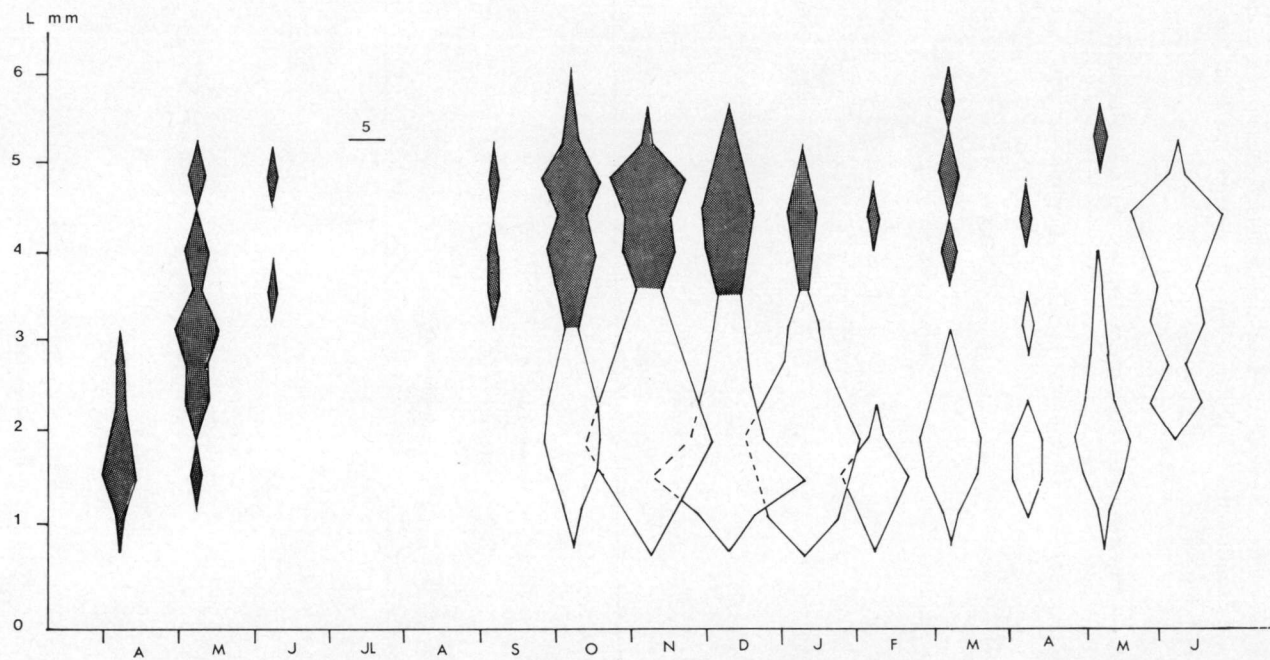


FIG. 10. — Evolution mensuelle des populations de *Potamopyrgus jenkeni* Smith.

8. — Divers

Différents groupes ne peuvent être étudiés de par leur rareté ou les difficultés d'identification. Il en est ainsi des Planaires (avec entre autres *Dendrocoelum lacteum* Müll. et *Polycelis nigra* Ehr.), des Hirudinés et des *Aphelocheirus* sp. En ce qui concerne les Mollusques, la fragilité des coquilles d'*Ancylus* n'a pas permis une étude de la croissance de cette espèce.

V. — Paramètres caractéristiques du peuplement

L'étude du peuplement en macroinvertébrés benthiques peut se faire d'une

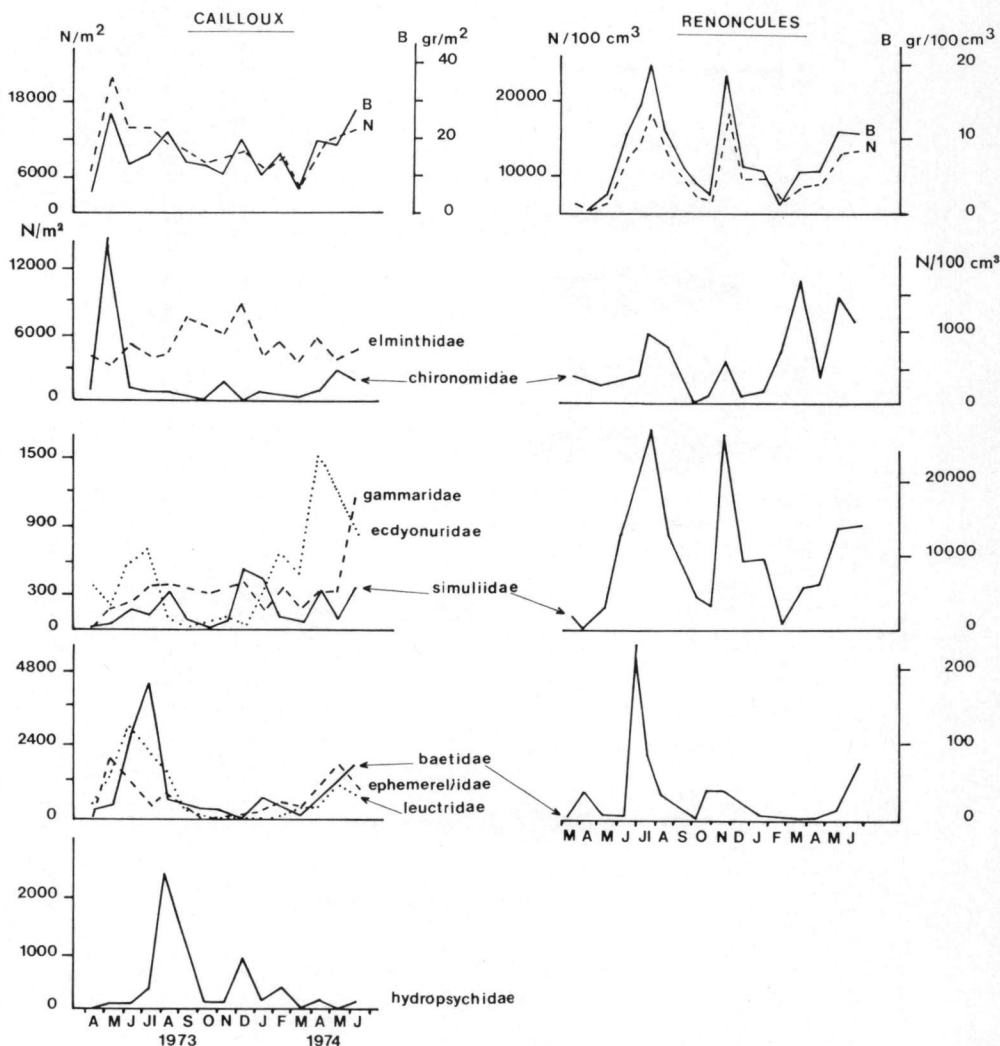


FIG. 11. — Variations mensuelles de la densité numérique et pondérale des principaux composants du macrobenthos des cailloux.

manière globale, en restant à un même niveau taxinomique comme la famille, grâce à l'emploi de certains indices : densité, diversité, équitabilité, constante de Motomura, etc...

1. — Densité du peuplement

La densité numérique sur les cailloux est en moyenne de 12 273 individus par m^2 avec un écart-type de 4 379, le minimum est à la fin de l'hiver (après les crues) et le maximum au printemps (éclosions). Les fluctuations mensuelles sont en fait assez faibles (fig. 11).

— La biomasse moyenne est de 16,03 g/m^2 avec un écart type de 6,16, il y a un maximum de printemps et une baisse hivernale, mais les variations sont assez tamponnées.

Il y a une relation significative entre la densité numérique et la biomasse :

$$N = 1\,792\,B^{0,69} \quad \text{avec } r = 0,84 \text{ pour } n = 15 \text{ couples} \quad (\text{fig. 12 A}).$$

Le taux de croissance de la biomasse est plus rapide que celui de la densité numérique.

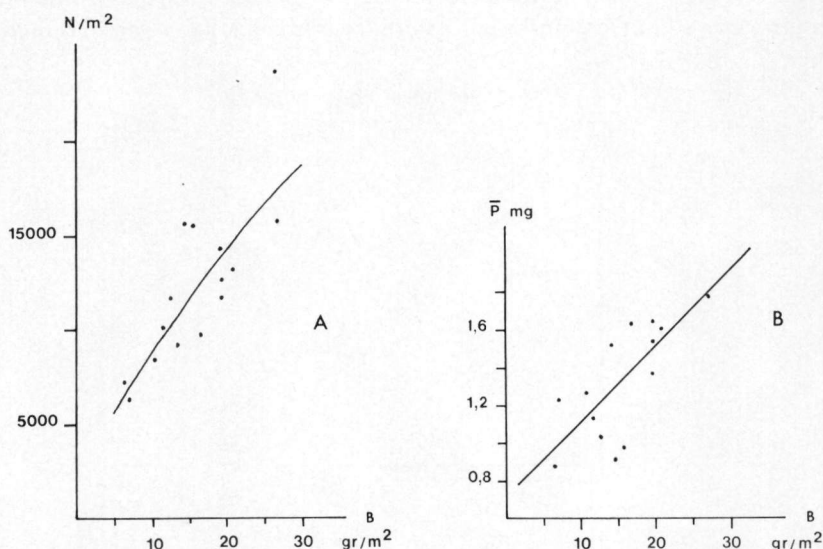


FIG. 12. — A) Relation entre la densité numérique et la densité pondérale du peuplement dans les zones de cailloux.

B) Relation entre le poids moyen individuel des composants et la biomasse du peuplement en zones de cailloux.

Lorsque la biomasse du peuplement augmente, cela est dû aussi à une augmentation de la taille moyenne des individus :

$$\bar{p} = 0,72 + 0,04\,B \quad \text{avec } r = 0,74 \text{ pour } 14 \text{ couples} \quad (\text{fig. 12 B}).$$

Tout ceci n'est valable que dans le cadre de cette étude, à partir d'une certaine limite, la croissance de la biomasse ne peut plus se faire par une augmentation simultanée de la densité et de la taille des individus.

L'examen de la dynamique des populations des différentes familles, montre que les larves de *Baetidae*, *Ephemerellidae*, *Leuctridae* et *Chironomidae* sont très nombreuses au printemps, au moment où les diatomées sont abondantes et les températures modé-

rées. Les *Hydropsychidae* et les *Ecdyonuridae* ont un maximum d'été. Quant aux *Elminthidae* et aux *Gammaridae* leurs populations présentent une certaine stabilité dans les effectifs.

Au niveau des renoncules la densité du peuplement suit celle des *Simuliidae* compte tenu de leur abondance relative. La densité numérique suit exactement les changements de la biomasse avec des maximums en été et en hiver, des minimums à l'automne et au printemps.

Les fluctuations des autres familles présentent quelques différences par rapport aux résultats des cailloux. Les *Chironomidae* ont un maximum estival et printanier, tandis que les *Baetidae* présentent un pic d'été et un d'hiver.

Sur le plan des disponibilités en nourriture, les zones de cailloux sont bien peuplées du printemps au début de l'été, en rapport avec le développement d'une couche nourricière périphtyque importante et une température modérée. Ensuite les renoncules prennent le relais au cours de l'été, mais avec une diversité beaucoup plus faible et une dominance des *Simuliidae*. De l'automne au début du printemps, il y a une baisse générale des stocks, surtout au niveau des groupes les plus consommables (Ephéméroptères). Les Gammares par contre, représentent une nourriture accessible et stable.

2. — Diversité et équitabilité

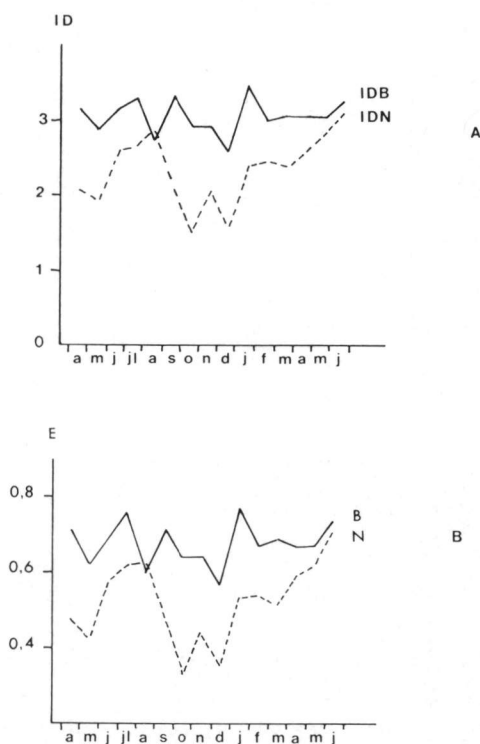


FIG. 13. — Variations mensuelles de la diversité et de l'équitabilité du peuplement des zones de cailloux.

- A) Diversité numérique (IDN) et pondérale (IDB).
B) Équitabilité numérique (N) et pondérale (B).

La diversité familiale peut s'exprimer simplement par le nombre de familles présentes, mais plus précisément par l'indice de Shannon (fig. 13 A).

Cet indice peut être calculé, soit sur les structures numériques, soit sur les structures pondérales. L'indice de diversité familial numérique (I. D. N.) est maximum en été, il diminue à l'automne jusqu'en hiver, pour remonter dès janvier. L'indice de diversité familial sur les biomasses (I. D. B.) est plus élevé et plus stable.

Les équitabilités correspondantes, rapport de la diversité observée à la diversité maximum possible, sont les plus fortes en été avec des valeurs de 0,60 à 0,75 et les plus faibles en hiver avec des valeurs de 0,30 à 0,45 (fig. 13 B). Le milieu est donc bien structuré pendant la période chaude et se déséquilibre l'hiver sous l'influence des mauvaises conditions de cette période (crues).

3. — Modèle de Motomura

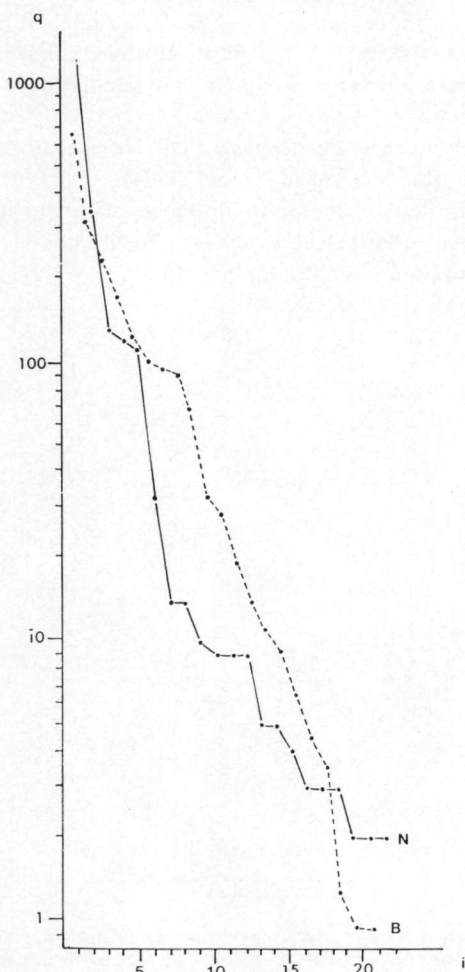


FIG. 14. — Structures familiales du peuplement d'avril 1973 (N : effectifs, B : biomasses) en zone de cailloux (i : rangs).

Un des modèles les plus simples concernant les structures biocénétiques est le modèle log-linéaire de Motomura. Les fréquences des espèces sont portées en ordonnées logarithmiques et les rangs, par ordre croissant, en abscisses linéaires. Ce modèle est généralement employé au niveau des effectifs, mais il est possible de l'appliquer aux biomasses et surtout au niveau des familles au lieu des espèces.

Comme exemple, il est possible de tracer les résultats concernant le mois d'avril 1973 (fig. 14), puis de calculer le modèle le mieux ajusté :

pour les biomasses :

$$\log B = 2,864 - 0,136 R \quad \text{avec } r = 0,993 \text{ pour } n = 21,$$

pour les effectifs :

$$\log N = 2,471 - 0,121 R \quad \text{avec } r = 0,932 \text{ pour } n = 21.$$

Dans la pratique, on considère que si $r > 0,99$, le modèle est rigoureux, si $0,98 < r \leq 0,99$ il est satisfaisant, si $0,95 < r \leq 0,98$ il est approximatif et si $r \leq 0,95$ il n'est pas vérifié (Inagaki, 1967). Sur ces bases le modèle calculé sur les biomasses est rigoureux, celui sur les effectifs n'est pas valable.

Ces droites de Motomura se caractérisent par leur pente (a) et la variable m , ou constante de milieu, tel que $a = \log m$ (Daget, 1976).

Au cours de l'année, les constantes de milieu calculées sur les biomasses sont plus stables et plus faibles que celles calculées sur les effectifs, ces dernières passent par un minimum d'été et un maximum d'automne (fig. 15 A).

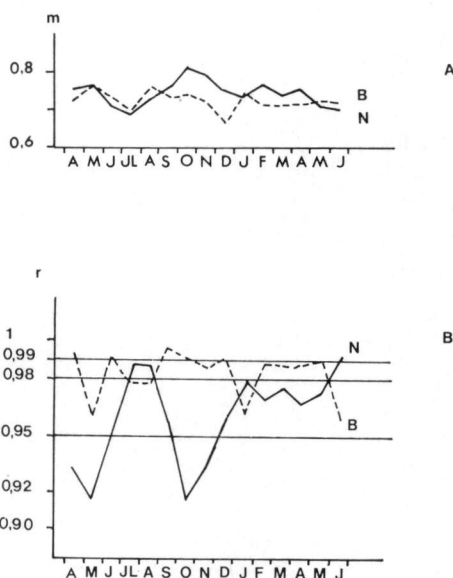


FIG. 15. — Variations mensuelles des caractéristiques du modèle de Motomura appliqué aux structures familiales numériques et pondérales du macrobenthos des zones de cailloux.

A) Constante de milieu de Motomura (N : sur les effectifs, B : sur les biomasses).

B) Coefficients de corrélation calculés sur les droites de régression de Motomura (N : sur les effectifs, B : sur les biomasses).

Cette hétérogénéité des effectifs se retrouve au niveau de la validité du modèle (fig. 15 B). Le modèle appliqué aux biomasses est toujours vérifié, très souvent satisfaisant et même rigoureux. Par contre celui sur les effectifs n'est pas valable d'avril à juin 1973 et d'octobre à novembre 1973, le reste du temps il est souvent approximatif.

Ceci rejoint les résultats des indices de diversité pour les mêmes périodes. Le modèle de Motomura n'est pas valable s'il y a désorganisation du système ou si celui-ci suit un nouveau modèle, mais cette dernière hypothèse n'est pas vérifiée (du moins au niveau des modèles de Preston et de Mac Arthur). On peut donc admettre que pendant certaines périodes (printemps et automne) les zones lotiques sont le siège d'une destructuration biocénotique.

VI. — Estimation de la production larvaire des principales espèces

L'établissement des cycles de développement, avec une séparation des différentes cohortes, offre une possibilité d'évaluation de la production de certaines espèces.

Les hypothèses de calcul étant différentes suivant les méthodes, il est utile d'utiliser simultanément les plus classiques : somme des pertes de Boysen-Jensen, courbe d'Allen et taux instantané de croissance de Rickers. Les calculs sont effectués dans les cas les plus favorables, c'est-à-dire où l'on peut, dans la mesure du possible, bien sérier les limites d'une cohorte ; ces résultats sont ensuite rapportés à l'année. Les données de production sont moins intéressantes en elles-mêmes, à cause de leur variabilité dans le temps et suivant les échantillons, que celles des rapports $P/\bar{B}$, soit au niveau cohorte, soit au niveau annuel, qui sont beaucoup plus stables.

Tous les résultats peuvent être réunis en un seul tableau concernant les cailloux ($S = 0,3 \text{ m}^2$) en facies lotique (tabl. 2).

TABLEAU 2

Productions (mg/0,3 m²) et rapports $P/\bar{B}$, soit au niveau d'une cohorte, soit au niveau d'une année, des principaux éléments du macrobenthos des zones de cailloux.
(Explications complémentaires dans le texte)

(BJ : Boysen-Jensen ; A : Allen ; R : Richers ; $\bar{D}$: vie moyenne d'une cohorte en mois)

Espèces	Cohorte							Année					
	Production			$P/\bar{B}$			$\bar{D}$	Production			$P/\bar{B}$		
	BJ	A	R	BJ	A	R		BJ	A	R	BJ	A	R
<i>Leuctra geniculata</i>	717,2	701,4	701,8	4,17	4,07	4,08	9	717,2	701,4	701,8	5,54	5,42	5,43
<i>Leuctra fusca</i>	436,3	405,1	380,7	2,83	2,62	2,46	6	436,3	405,1	380,7	5,66	5,24	4,92
<i>Rhithrogena semicolorata</i>	718,	717,6	834,2	3,97	3,97	4,62	10	718	717,6	834,2	4,76	4,76	5,54
<i>Hydropsychidae</i>	3 252,3	2 817,9	2 468,1	4,68	4,11	3,62	12	3 252,3	2 817,9	2 468,1	4,68	4,11	3,62
<i>Ephemerella ignita</i>	966,5	926	1 023,8	3,87	3,71	4,10	10	1 933	1 852,1	2 047,7	4,89	4,69	5,18
<i>Rhithrogena diaphana</i>	421,8	397,1	296,5	3,50	3,30	2,46	6	843,6	794,3	593	6,01	5,66	4,22
<i>Baetis scambus</i>	89,9	86,9	80,9	2,31	2,23	2,08	6	179,9	173,8	161,9	4,63	4,47	4,17
<i>Baetis rhodani</i>	690,1	677,9	561,1	4,14	4,07	3,37	4	2 070,5	2 033,7	1 683,4	7,85	7,71	6,38
<i>Simuliidae</i>	67,8	61,7	70,9	2,27	2,07	2,37	3	271,4	246,9	283,9	7,27	6,61	7,60
<i>Echinogammarus berilloni</i>	2 402,6	2 367,7	2 486,5	3,93	3,87	4,07	10	3 077,2	3 040,9	3 285,3	3,94	3,90	4,21
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>	215,5	186,6	227	3,07	2,65	3,23	18	215,5	186,6	227	2,04	1,76	2,15

Pour les polyvoltins les résultats sur cohorte sont représentés par la valeur moyenne des différentes générations (génération = cohorte).

Pour *Ephemerella ignita* les calculs ont été effectués à partir de la moyenne de deux sous-cohortes : celle sans diapause d'août 1973 à juin 1974 et celle avec diapause qui se développe d'avril à juin 1974. Cette dernière dure en fait plus longtemps et pour cela on peut considérer qu'elle est semblable à celle de l'année précédente pour la période de juillet à novembre. Ceci suppose que les variations interannuelles sont négligeables, c'est-à-dire qu'une portion de cohorte peut être remplacée par la portion équivalente de l'année qui précède ou de celle qui suit. Ces équivalences sont importantes pour les estimations des $P/\bar{B}$ annuels dans le cas des polyvoltins ou des semivoltins. Les deux sous-cohortes d'*E. ignita* se comportent comme deux générations indépendantes.

Pour les *Simuliidae*, les espèces étant synchrones, les larves n'ont pas été séparées, d'autant que *Wilhelmia lineata* est très largement dominante avec souvent 80 à 90 p. 100 du peuplement (Neveu, Lapchin, sous presse).

Pour certaines espèces, ayant des premiers stades petits, le filet sous-estime le début de la génération, il s'ensuit une baisse du rapport $P/\bar{B}$ (*L. fusca*, *B. scambus*). Cette baisse peut aussi se retrouver chez les espèces présentant une microrépartition différente des stades et des phénomènes de migration intersubstrats (*Simuliidae*, *P. jenkensi*).

La production totale des espèces communes est de 13,71 g/0,3 m²/an avec un rapport de $P/\bar{B} = 4,87$. Comme ces espèces représentent 72,05 p. 100 de la biomasse totale du peuplement, on peut admettre que les autres groupes présentent un rapport $P/\bar{B}$ équivalent. La production du peuplement est alors estimable à 63,45 g/m²/an avec une biomasse moyenne de 13,02 g/m². En fait la biomasse moyenne au cours de la période avril 1973-juin 1974 est de 16,03 g/m², compte tenu des variations suivant l'époque du calcul, dans ce cas la production totale est de 77,85 g/m²/an.

VII. — Conclusions générales

Cette étude a permis de compléter nos connaissances sur la Nivelle au niveau des possibilités trophiques et de la qualité du milieu biotique.

L'échantillonnage régulier des zones de courant, les plus caractéristiques, montre une certaine diversité du peuplement. Il se caractérise par l'abondance et la stabilité numérique des *Elminthidae*, l'importance pondérale des *Gammaridae*, *Hydropsychidae* et *Ecdyonuridae*.

La production d'un système dépendant de la vitesse de renouvellement des stocks, il est apparu nécessaire de préciser certains cycles.

Le cycle d'*Ephemerella ignita*, malgré son abondance, reste difficile à comprendre : les œufs de cette espèce présentent des éclosions très étalées avec des freinages plus ou moins accentués suivant les conditions thermiques. Il est peu probable qu'il y ait une deuxième génération, même partielle, l'application des résultats de Bohle et d'Elliot permet d'expliquer les différentes vagues de jeunes stades, sans oublier l'impact des mortalités estivales dues aux températures élevées.

Le cycle d'*Echinogammarus berilloni* est précisé pour la première fois, cette espèce se développe dans la plupart des cours d'eau du Sud-Ouest. La présence simultanée de presque toutes les tailles ne simplifie pas l'étude, mais grâce à la prise en compte

des variations biométriques des femelles gravides, il est possible de montrer qu'il y a deux générations qui se recoupent dans l'année. La vie adulte se prolonge plusieurs mois et le développement total demande 9 à 10 mois. Il y a un remplacement progressif des adultes âgés par des jeunes à taille plus faible, les femelles gravides sont ainsi présentes presque toute l'année.

Tous ces cycles montrent une adaptation des espèces aux variations du milieu (migration, diapause, cycles complémentaires,...) et une dominance des espèces polyvoltines, associée à des conditions thermiques élevées. Dans une même famille les espèces se complètent pour exploiter le milieu (décalages des émergences, tailles différentes, ...).

Le développement de certaines espèces ubiquistes, relativement résistantes à des pollutions chroniques, est caractéristique. Par exemple *B. rhodani*, *E. ignita*, les *Hydropsychidae*, dans une certaine mesure les *Rhithrogena* et les *Leuctra*. Par contre les espèces abondantes des affluents sont absentes ou rares : *Ecdyonurus* sp., *Habroleptoides modesta*, *Ephemera danica*, *Perla* sp., *Chloroperlidae*, *Nemuridae*, etc... Dans certains groupes ne subsistent que les plus résistantes, comme chez les *Simuliidae* avec le développement explosif des *Wilhelmia* sp., surtout de *W. lineata*, mais aussi d'*Odagmia ornata*, alors que *Simulium monticola*, *S. variegatum* sont rares. Chez les Trichoptères, ceux à fourreaux sont rares, compte tenu des risques de colmatage.

La composition faunique confirme bien les résultats des analyses physico-chimiques du milieu, concernant les facteurs limites de la Nivelle.

Les modèles de Motomura calculés sur les biomasses sont non seulement plus rigoureux, mais aussi beaucoup plus stables, au cours de l'année, que ceux sur les effectifs.

Tous les résultats montrent que quelles que soient les circonstances, le système tend à se structurer le mieux possible au niveau des relations énergétiques (hiérarchisation des biomasses), de l'exploitation trophique du milieu, qu'au niveau de l'occupation de l'espace, de la compétition pour l'habitat (hiérarchisation des effectifs).

En ce qui concerne les qualités intrinsèques du milieu, l'application des indices biotiques ne donne aucune variation annuelle ($I. B. = 10$). Par contre l'étude des indices de diversité familiale et de la valeur de l'ajustement du modèle de Motomura sur les effectifs (r_N) montrent un certain nombre de variations. L'I. D. N. de la Nivelle est en moyenne de 2,34, il reste 6 mois sur 15 entre 2,5 et 3, c'est le signe d'une assez bonne qualité des eaux, mais à certaines périodes (4 mois) il est en dessous de 2, amorce d'un déséquilibre. Celui-ci est non seulement plus accentué en avril-mai 1973, à la suite d'une série de crues de janvier à mars et au moment du réchauffement rapide des eaux, mais aussi à l'automne au moment de l'étiage (septembre à novembre). Il persiste en décembre avec les premières crues qui balayent le substrat (herbiers, algues, détritus...). Dès janvier 1974 il y a stabilisation du débit, les crues sont plus rares, en avril-mai apparaît alors une restructuration.

Les estimations de production sur les principales espèces (72,05 p. 100 de la biomasse totale) donnent un rapport P/B pour l'année de 4,87. Mais on peut considérer qu'il y a une sous-estimation sous l'influence de divers facteurs (filet, microrépartition,...) et la valeur réelle est au moins égale à 5, dans ce cas la production annuelle du peuplement des cailloux peut être estimée à 800 kg/ha/an, soit la possibilité théorique de produire environ 100 kg/ha/an de poissons.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Summary

The benthos of the Nivelle, a little coastal river of the Pyrénées-Atlantiques

The study of benthos in the Nivelle river (French Pays Basque) shows an important development of *Elminthidae*, *Baetidae*, *Simuliidae* and *Hydropsychidae*.

Baetis rhodani has three broods a year, *B. scambus* only two. *Rhithrogena semicolorata* is univoltine, while *R. diaphana* has two broods. *Ephemerella ignita* larvae are made up of two subpopulations hatched from eggs either with a diapause period or without any ; the species is univoltine.

Leuctridae, with *L. fusca* and *L. geniculata*, are univoltine.

Echinogammarus berilloni has two generations a year, distinguishable by variations in the size of fecundated females.

The development of *Potamopyrgus jenkinsi* lasts more than one year, its adult life is variable. Growth is limited in spring ; in summer a migration towards quiet areas takes place and then a migration back to lotic zones in autumn.

The high development of some organisms (*Hydropsychidae*, *Wilhelmia* sp., *Baetis rhodani*, *Ephemerella ignita*, *Leuctra* sp.) reveals the existence of a certain organic pollution. These results are confirmed by variations in the diversity index. Periods of population destructuration are pointed out with Motomura model.

It is necessary to have a good estimation of developmental cycles to calculate the values $P/\bar{B}$ on the cohorts. These values are fairly constant, except when there is an underestimation of certain stages due either to the net or to migrations. The turn-over of the population mean biomass stands near 5, which corresponds to a production of 77.85 g/m²/year in pebbled areas.

Références bibliographiques

- BASS J. A. B., 1976. Studies on *E. ignita* (Poda) in a chalk stream in southern England. *Hydrobiologia*, **49**, 117-121.
- BENECH V., 1972 A. Le polyvoltinisme chez *Baetis rhodani* Pictet (*Insecta, Ephemeroptera*) dans un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, **3**, 141-171.
- BENECH V., 1972 B. Etude expérimentale de l'incubation des œufs de *Baetis rhodani* Pictet. *Freshwat. Biol.*, **2**, 243-252.
- BERTHELEMY C., 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, **2**, 227-458.
- BOHLE H. W., 1972. Die Temperaturabhängigkeit der Embryogenese und der embryonalen Diapause von *E. ignita* Poda (*Insecta, Ephemeroptera*). *Oecologia*, **10**, 253-268.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en Ecologie. Collection Ecologie, Masson Ed., Paris, 172 p.
- DOBY et al., 1965. Extension en Corse du mollusque gastéropode *Potamopyrgus jenkinsi* S. (*Hydrobiidae*). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **37**, 833-843.
- DUMAS J., LAVANDIER P., 1970. Etude écologique de la faune aquatique de la cressionnière d'Agos (Hautes-Pyrénées) : cycles de développement, répartition. Thèse Doc., 3^e cycle, Fac. Sci. Toulouse, 158 p.
- ELLIOTT J. M. 1978. Effect of temperature on the hatching time of eggs of *Ephemerella ignita* (Poda) (*Ephemeroptera* : *Ephemerellidae*). *Freshwat. Biol.*, **8**, 51-58.
- HUET M., 1949. Aperçu entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Rev. Suisse d'Hydrologie*, **11**, 332-351.
- HYNES H. B. N., 1941. The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptères with notes on the adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **91**, 459-557.
- HYNES H. B. N., 1955. The reproductive cycle of some british freshwater *Gammaridae*. *J. Anim. Ecol.*, **24**, 352-387.
- INAGAKI H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et aussi d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, **18**, 1 B, 153-166.
- LAPCHIN L., NEVEU A., sous presse A. Hydrographie, climatologie et hydrologie de la Basse Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées.
- LAPCHIN L., NEVEU A., sous presse B. Ecologie des principaux invertébrés filtreurs de la basse Nivelle (Pyrénées Atlantiques). II. — *Hydropsychidae* (*Trichoptera*).
- MACAN T. T., 1957. The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **12**, 129-156.
- MACAN T. T., 1974. Running water. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **20**, 301-321.

- MAITLAND P. S., 1965. The distribution, life cycle and predators of *E. ignita* in the river Endrick, Scotland. *Oikos*, **16**, 48-57.
- NEVEU A., 1972. Introduction à l'étude de la faune des diptères à larves aquatiques d'un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, **3**, 173-196.
- NEVEU A., 1973. Le cycle de développement des *Simuliidae* (Diptera, Nematocera) d'un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, **4**, 51-75.
- NEVEU A., 1976. Ecologie des larves d'*Athericidae* (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. I. — Structure et dynamique des populations. *Ann. Hydrobiol.*, **7**, 73-90.
- NEVEU A., LAPCHIN L., sous presse. Ecologie des principaux invertébrés filtreurs de la basse Nivelle (Pyrénées-Atlantiques). I. — *Simuliidae* (Diptera, Nematocera).
- NILSSON L. M., 1977. Incubation time, growth and mortality of the amphipod *G. pulex* under laboratory conditions. *Oikos*, **29**, 93-98.
- PINKSTER S., 1973. The *Echinogammarus berilloni* group, a number of predominantly iberian amphipod species (crustacea). *Bijdragen Tot de Dierkunde*, **43**, 1-38.
- ROUX A. L., 1970. Le cycle de reproduction de deux espèces étroitement parentes de crustacés amphipodes : *Gammarus pulex* et *Gammarus fossarum*. *Annls Limnol.*, **6**, 27-49.
- THIBAUT M., 1971 A. Ecologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. II. — Les fluctuations thermiques de l'eau ; répercussion sur les périodes de sortie et la taille de quelques Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères. *Ann. Hydrobiol.*, **2**, 241-274.
- THIBAUT M., 1971 B. Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annls. Limnol.*, **7**, 53-120.
- TIBERGHEN G., 1976. Ecologie des Helodidae, Elminthidae, Hydraenidae, d'un cours d'eau des Pyrénées-Atlantiques : le Lissuraga. Thèse Doct. Univ., Fac. Sci. Univ. Toulouse, 440 p.
- YACINE KASSAB M., 1975. Contribution à l'étude anatomique, biologique et écologique du Gastéropode *prosobranche Potamopyrgus jenkinsi* (Smith). Thèse Doc. 3^e cycle, Fac. Sci. Grenoble, 142 p.
-

Note technique

Description d'un collecteur, utilisable à l'extérieur, destiné à recueillir automatiquement les captures d'Arthropodes d'un piège à succion

Y. BOUCHERY

Station de Zoologie, I. N. R. A., Centre de Recherches de Colmar, 68021 Colmar Cedex

L'entomologiste est fréquemment appelé à procéder à des récoltes d'insectes à heure fixe, soit sur des dispositifs d'éclosion (Causse, 1974 ; Grenier et Ogier, 1977), soit sur des pièges de différents types.

Pendant la phase de mise au point des méthodes de piégeage, il est nécessaire de faire de nombreux relevés pour analyser le déroulement du phénomène et ainsi pouvoir choisir les heures de récolte qui donneront les résultats les plus significatifs. L'exploitation des résultats est facilitée par des récoltes faites régulièrement aux mêmes heures. Ceci n'est pas toujours facile à réaliser avec des dispositifs manuels en dehors des heures de travail et pendant les jours fériés. L'appareil décrit ici a pour fonction d'assurer des relevés sur un piège à succion à des temps fixés et programmés. Ce piège est identique à celui utilisé en Angleterre par le R. I. S. (Rothamsted Insect Survey) pour la surveillance des vols de pucerons. Son fonctionnement est décrit par Taylor (1962-1973) et Bouchery (1979). La figure 1 montre le collecteur en place dans le piège.

La version décrite ici fonctionne effectivement sur le piège de Colmar depuis mai 1978. Un modèle tout à fait semblable doit équiper les six autres tours à succion du réseau Actaphid de piégeage des pucerons, à partir du printemps 1979. L'alimentation électrique est prévue à partir du secteur puisqu'il y a un tel branchement sur tous les pièges. Néanmoins, il est possible, avec quelques modifications de détails, suggérées par la suite, de l'utiliser sur une batterie d'accumulateurs.

Description

1. — Partie mécanique

Sous un disque fixe percé d'un trou et relié au piège (fig. 2) tourne un plateau circulaire présentant quatre orifices pouvant se placer successivement sous le trou du disque fixe. Les disques sont réalisés en P. V. C. de 12 mm d'épaisseur. Les pots

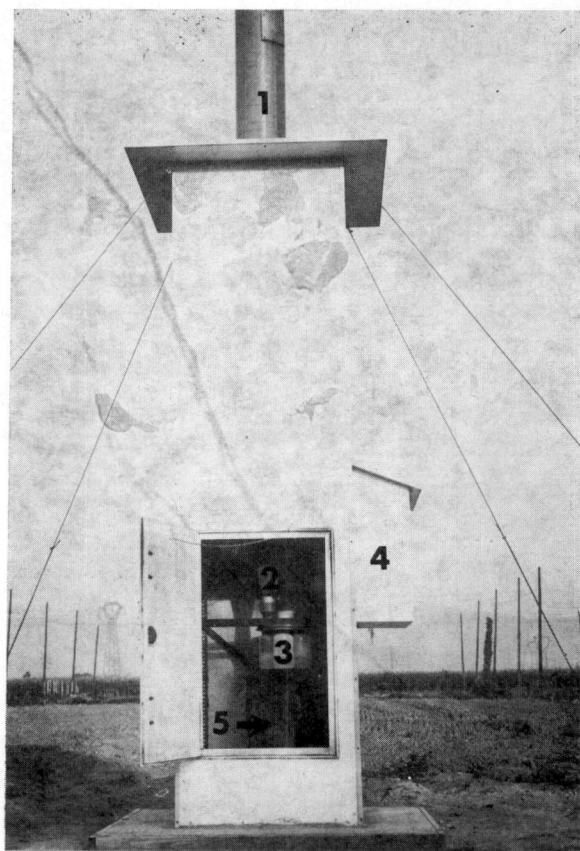


FIG. 1. — Vue d'ensemble du piège ouvert montrant le collecteur.

1. — Cheminée d'aspiration.
2. — Filtre de récolte.
3. — Pot de récolte.
4. — Boîtier contenant le système de commande.
5. — Turbine d'aspiration.

sont vissés sur leur couvercle, percés et collés à l'« araldite » sur le disque mobile. L'entraînement du plateau mobile se fait par un motoréducteur de faible puissance faisant $1/2$ tr/mn. L'arrêt en bonne position en face du trou du disque fixe est commandé par un minirupteur à galet solidaire au plateau fixe. Le galet est poussé par des taquets correspondant à chaque trou du plateau mobile. Les taquets sont réalisés avec des vis à têtes rondes logées dans des taraudages du disque mobile. Un réglage grossier de la position d'arrêt est assuré par le positionnement du minirupteur. Le réglage de l'arrêt exact de chaque trou se fait en ajustant la hauteur de chaque taquet qui est alors bloqué par un contre-écrou. Pour réaliser un montage serré des deux disques, il est nécessaire de percer et de tarauder l'axe du moteur afin, à l'aide d'un boulon, d'assurer une application sans jeu des deux surfaces (fig. 3-6).

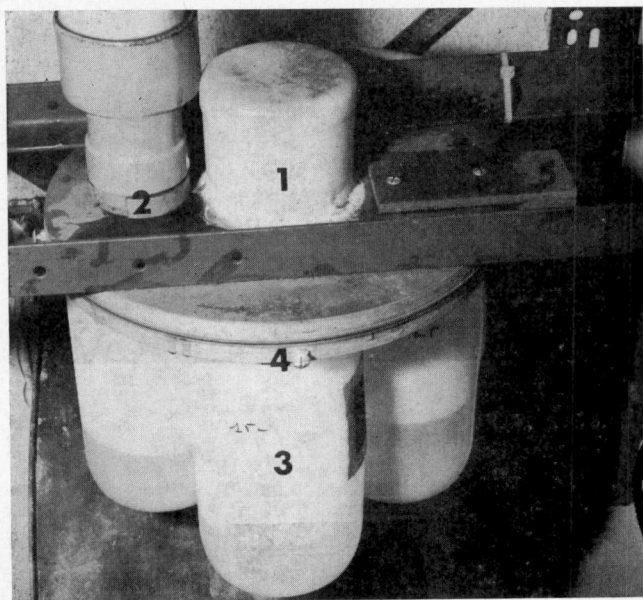


FIG. 2. — Collecteur.

1. — Capot plastique couvrant le motoréducteur.
2. — Trou de passage dans le disque fixe.
3. — Pot de récolte.
4. — Taquet vissé sur le disque mobile.
5. — Support réglable du mini-rupteur.

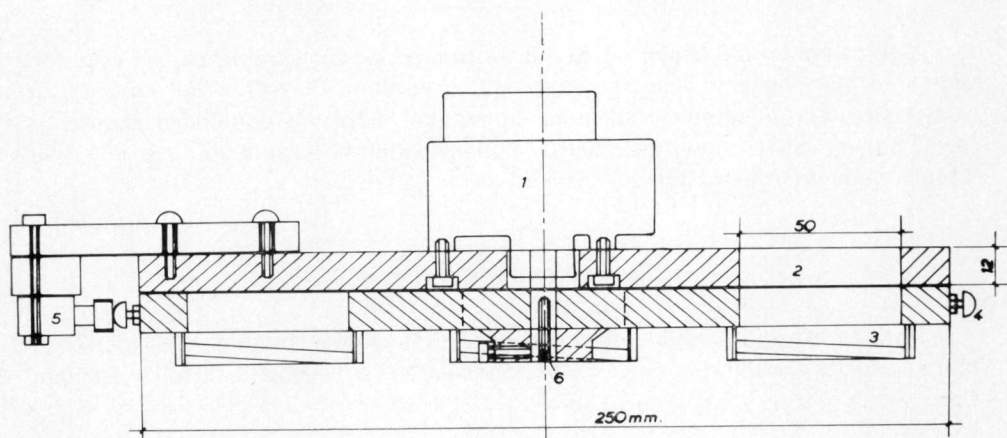


FIG. 3. — Section de la partie mécanique du collecteur.

1. — Motoréducteur Crouzet 82.336.0 1/2 tr. mn.
2. — Orifice dans le disque fixe.
3. — Couvercle du pot collé à l'« araldite » sur le disque mobile.
4. — Taquet.
5. — Mini-rupteur.
6. — Taraudage dans l'axe du motoréducteur.

2. — Partie électrique (fig. 4)

Le temps de changement des pots est commandé par une horloge programmatrice. La fermeture du contact, découplé par un condensateur de $100\ \mu\text{F}$, commande le relais R_1 , qui fait passer l'entrée du monostable (2) de l'état logique 0 à l'état 1, ce processus entraîne la production d'un créneau sur la sortie Q (13) du circuit intégré dont la durée est définie par le réseau RC ($R = 470\ \text{k}\Omega$, $C = 10\ \text{nF}$). Le circuit intégré rend conducteur un transistor qui déclenche le relais assurant la commande du motoréducteur. Le créneau assure le passage du taquet sur le minirupteur puis celui-ci continue à alimenter le relais qui sera coupé par le taquet suivant.

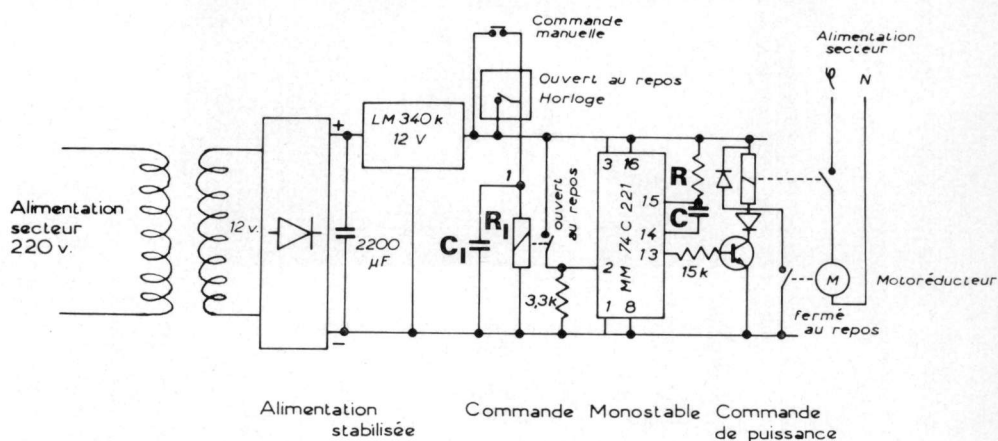


FIG. 4. — Schéma de câblage de la partie électrique.

L'alimentation électrique du circuit de commande est assurée par un transformateur à enroulements primaire et secondaire séparé 220 V-12 V qui alimente un pont redresseur à diode au silicium. La tension redressée double alternance est filtrée par un condensateur de $2\ 200\ \mu\text{F}$. La tension filtrée est stabilisée par un circuit intégré régulateur de tension qui délivre 12 V.

Fonctionnement sur batterie 12 V

Dans ce cas il est possible de supprimer l'alimentation stabilisée. Le motoréducteur est alors à courant continu 12 V. l'horloge peut être soit mécanique, soit à alimentation 12 V.

Sécurité

Le circuit de commande est séparé du réseau par un relais et un transformateur. Les boîtiers métalliques doivent être reliés à la terre ainsi que le motoréducteur. Ce dernier est protégé de la pluie par un capot en matière plastique collé de façon étanche par un mastic au silicone sur le disque supérieur.

Conclusion

La partie mécanique est facilement réalisable dans un atelier possédant une perceuse sur colonne, une scie cloche et des tarauds. Pour le montage électrique, l'utilisation de circuits intégrés limite au maximum les difficultés de câblage. Enfin le choix de la technologie CMOS confère au montage une grande immunité aux parasites et le rend à l'état de repos très faible consommateur d'énergie ce qui est intéressant pour une alimentation de batterie. La simplicité du montage et le choix de matériaux courants rend ce matériel peu onéreux vis-à-vis des services rendus qui tiennent à régularité des relevés précieux pour l'exploitation des résultats ainsi que la possibilité d'augmenter la fréquence des relevés. Il diffère des appareils de Causse et de Grenier et Ogier par sa conception rustique qui permet de l'utiliser dans les conditions du terrain.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Références bibliographiques

- BOUCHERY Y., 1979. Pour l'étude des vols de pucerons une méthode de capture par piège à aspiration. *Phytoma*, **304**, 39-40.
- CAUSSE R., 1974. Etude d'un rythme circadien du comportement de prénymphose chez *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptère Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **6**, 475-498.
- GRENIER S., OGIER P., 1977. Description d'un appareil collecteur automatique pour contrôler l'émergence des mouches. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **10**, 139-145.
- TAYLOR L. R., 1962. The absolute efficiency of insect suction traps. *Ann. Appl. Biol.*, **50**, 405-421.
- TAYLOR I. R., 1973. Monitoring change in the distribution and abundance of insects. *Rep. Rothamsted exp. Stn.*, **2**, 202-239.
-

Note technique

Alimentation artificielle de plusieurs Lépidoptères ravageurs du feuillage de Pommier

R. GOUJET et R. GUILBOT

Station de Lutte biologique, I. N. R. A.,
La Minière, 78280 Guyancourt

Résumé

Une formule de milieu alimentaire semi-synthétique est donnée pour réaliser l'élevage de chenilles de Lépidoptères *Hyponomeutidae*, *Gelechiidae*, *Oecophoridae*, *Tortricidae*, *Geometridae*, *Noctuidae* et *Dilobidae* qui s'alimentent aux dépens du feuillage du pommier.

Introduction

Les études consacrées aux insectes phytophages déprédateurs de plantes cultivées sont généralement facilitées lorsqu'il est possible d'en réaliser l'élevage par alimentation artificielle : comme le remarque G. Guennelon (1967 ; 1968), non seulement la production d'insectes peut s'effectuer à toute période de l'année et notamment pendant le repos végétatif où le feuillage de la plante-hôte est indispensable, mais elle est aussi beaucoup plus homogène du fait que l'aliment est lui-même homogène et constant.

C'est avec l'objectif d'entretenir en élevage au laboratoire diverses espèces de Lépidoptères *Tortricidae* dont les chenilles s'alimentent aux dépens du feuillage du Pommier, qu'a été étudiée la formule d'un milieu semi-synthétique de constitution et de fabrication simples, capable de satisfaire aux besoins nutritionnels des chenilles des espèces concernées.

Techniques

Milieu alimentaire

Sa composition est inspirée de celles déjà publiées par S. Poitout et R. Bues (1970 ; 1974) pour l'élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae*. Quelques modifications lui ont été apportées pour qu'elle convienne à l'alimentation de certaines espèces plus strictement inféodées au feuillage du Pommier (tabl. 1).

Sa fabrication utilise des modalités proches de celles précisées par Poitout et Bues : il faut mentionner que la suspension d'agar dans l'eau est autoclavée 20 mn à 120 °C et refroidie à 56 °C avant l'incorporation de l'ensemble des poudres ; le tout est mélangé dans un mixeur tournant pendant 2 mn à la vitesse de 1 500 tr/mn. Le milieu est ensuite coulé en plaques de 5 mm environ d'épaisseur dans des récipients parallélépipédiques en polystyrène où il peut être conservé 15 à 20 jours à 5 °C avant son utilisation.

TABLEAU 1

Composition du milieu alimentaire

Constituants	Milieu 1 Selon Poitout et Bues (1970)		Milieu 2	
	en g	proportion (p. 100)	en g	proportion (p. 100)
Eau distillée	170,00	77,64	170,00	75,58
Agar	5,00	2,28	5,00	2,22
Poudre de feuilles de Pommier ⁽¹⁾	—	—	15,00	6,67
Semoule de maïs	28,00	12,79	14,00	6,22
Germe de blé	7,00	3,20	7,00	3,11
Levure de bière	7,50	3,43	7,50	3,33
Acide ascorbique	1,00	0,46	1,00	0,45
V.D.F.M. ⁽²⁾	—	—	5,00	2,22
Acide benzoïque	0,25	0,11	0,25	0,11
Parahydroxybenzoate de méthyle (Nipagine)	0,20	0,09	0,20	0,09
	218,95	100	224,95	100

(¹) Feuilles de Pommier variété *Golden delicious* récoltées après la nouaison (stade J), séchées à 25 °C, broyées.
 (²) Vitamin diet fortification mixture (Nutritional Biochemical division of ICN Life Sciences Group).

Elevage des larves

Au moment de l'emploi le milieu est découpé en blocs parallélépipédiques de 2 cc environ, et chacun d'entre eux est placé dans une boîte de 20 × 20 × 10 mm en matière plastique transparente, fermée par un couvercle étanche. Une chenille est installée dans chaque boîte et l'élevage est effectué en local conditionné (18 °C ; 70 p. 100 H. R.) avec une photopériode dont la photophase dure 17 h.

Dans ces conditions, le renouvellement du milieu est à opérer au moins tous les 15 jours pour intervenir avant toute fermentation ou dessiccation qui pourrait altérer ses qualités nutritives.

Avec les chenilles des *Hyponomeutidae*, *Gelechiidae*, *Oecophoridae*, *Tortricidae*, cette fréquence permet généralement de renouveler l'aliment avant son entière consommation ; pour les chenilles de plus grande taille (*Geometridae*, *Noctuidae* et *Dilobiidae*), la quantité d'aliment offerte par individu peut être augmentée ou renouvelée plus fréquemment.

Résultats

Espèces élevées

Parmi les diverses espèces de Lépidoptères dont les chenilles s'alimentent dans les vergers aux dépens du feuillage de Pommier, le milieu semi-synthétique dont les caractéristiques viennent d'être données a été utilisé pour élever en laboratoire les espèces figurant au tableau 2 : compte tenu des objectifs initiaux, chez certaines

TABLEAU 2

Espèces de Lépidoptères ayant fait l'objet d'élevage sur le milieu

Familles	Espèces	Nbre de générations successives	Nbre d'années d'élevage
Hyponomeutidae	<i>Argyrestia cornella</i> Fabr.		1
Gelechiidae	<i>Recurvaria leucatella</i> Clerk	—	2
Oecophoridae	<i>Depressaria</i> sp.	—	1
Tortricidae	<i>Pandemis dumetana</i> Tr.	2	3
	<i>P. heparana</i> Den. et Schiff.	3	5
	<i>P. ribeana</i> Hb.	1	1
	<i>Archips rosana</i> L.	2	4
	<i>Archips podana</i> Scop.	2	3
	<i>Archips xylosteana</i> L.	—	4
	<i>Hedya nubiferana</i> Hw.	—	5
	<i>Acleris variegana</i> Den et Schiff	—	4
	<i>A. rhombana</i> Den. et Schiff.	—	1
	<i>Choristoneura sorbiana</i> Hb.	—	1
	<i>Rhopobota naevana</i> Hb.	—	5
	<i>Ptycholoma lecheana</i> L.	—	5
	<i>Spilonota ocellana</i> F.		5
	<i>Cnephasia incertana</i> Tr.		1
	<i>C. alternatella</i> Steph.		1
	<i>Croesia holmiana</i> L.		1
	<i>Adoxophyes orana</i> F. v. R.	5	2
Geometridae	<i>Operophtera brumata</i> L.		5
	<i>Chloroclystis rectangulata</i> L.		5
	<i>Lycia hirtaria</i> Cl.		2
Noctuidae	<i>Cosmia trapezina</i> L.		5
	<i>C. pyralina</i> L.		5
	<i>Trigonophora meticulosa</i> L.		1
	<i>Cucullia</i> sp.		1
Dilobidae	<i>Diloba coeruleocephala</i> L.		1

d'entre elles appartenant aux *Tortricidae* l'alimentation artificielle a été poursuivie pendant plusieurs générations successives, tandis que pour les autres, elle a été utilisée plusieurs années durant pour obtenir le développement des insectes seulement entre le stade de leur capture au verger (œufs, larves) et la mue imaginale.

Rendement des élevages

Dans le cas de chenilles capturées lors d'échantillonnage en verger, et installées sur le milieu artificiel entre les troisième et cinquième stades larvaires après alimentation préalable aux dépens du feuillage de Pommier, le rendement de l'élevage exprimé par la proportion de papillons a atteint globalement pour l'ensemble des espèces, 75,3 p. 100 pour neuf cent quatorze chenilles élevées en 1976 et 74,8 p. 100 pour cinq cent quinze chenilles en 1977.

Lorsque les chenilles sont placées en présence du milieu dès l'éclosion des œufs, les rendements peuvent être supérieurs aux précédents comme le montrent les résultats obtenus avec *Pandemis heparana* et *Adoxophyes orana* (tabl. 3) : le fait de substituer le milieu artificiel à l'aliment naturel pendant la vie larvaire semble être davantage préjudiciable pour l'insecte que lorsque sa chenille est contrainte à consommer l'aliment artificiel depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à la nymphose.

Chez plusieurs espèces de *Tortricidae* dont les chenilles ont été alimentées à l'aide du milieu artificiel dans les conditions définies plus haut, le tableau 4 présente les valeurs moyennes de la durée du développement, celles de la longévité des adultes, de la durée de la ponte et de la fécondité des femelles ; à une exception près, celle de *P. ribeana*, les limites entre lesquelles varie l'intervalle de confiance pour chacun des critères étudiés, montrent la bonne homogénéité de l'évolution et du développement des insectes de ces espèces.

TABLEAU 3

Rendements obtenus dans l'élevage sur milieu artificiel à partir de l'œuf, chez *Pandemis heparana* et chez *Adoxophyes orana*

Espèces	Chenilles néonates mises en élevage	Papillons obtenus	Rendement (p. 100)
<i>Pandemis heparana</i>	100	94	94
<i>Adoxophyes orana</i>	150	132	88

Conclusions

Un milieu alimentaire semi-synthétique à base de poudre de feuilles de Pommier, permet d'effectuer en élevage l'alimentation artificielle de vingt-huit espèces de Lépidoptères, toutes inféodées au pommier et parmi lesquelles il faut compter un *Hypnometridae*, un *Gelechiidae* un *Oecophoridae*, dix-sept *Tortricidae*, trois *Géometridae*, quatre *Noctuidae* et un *Dilobidae*.

Comme le milieu contenant de la poudre de feuilles de poireau mis au point par Pralavorio et al. (1973) pour l'élevage d'*Acrolepia assectella* Zell., il s'agit d'une formule adaptée de celle mise au point par Poitout et Bues (1970) pour l'élevage des Noctuelles maraîchères ; il faut mentionner que ce milieu s'est révélé aussi directement utilisable sans modifications pour l'alimentation artificielle des chenilles du Carposcapse des pommes (Sender, 1970), de la Pyrale du riz (Guennelon et Soria, 1973), de la Pyrale du maïs (Gahukar, 1975) et de deux espèces d'*Arctiidae* (Poitout et Bues, 1974).

TABLEAU 4

Moyennes et intervalles de confiance pour la durée du développement pré-imaginal, la longévité des adultes, la durée de la ponte, la fécondité des ♀, observés chez des Tortricidae en élevage sur milieu alimentaire

Espèces	Durée de développement (jours)		Longévité des adultes (jours)		Durée de ponte (jours)		Fécondité femelles (Nbre œufs/♀)		Fécondité moyenne selon la littérature
	$\bar{m}$	$\pm$	$\bar{m}$	$\pm$	$\bar{m}$	$\pm$	$\bar{m}$	$\pm$	
<i>Pandemis dumetana</i>	44	5	15,5	4,7	10,2	3,3	130,7	24,5	—
<i>P. heparana</i>	56	2	14,7	1,9	9,0	2,5	112,7	49,2	240 (Sylven, 1958) *
<i>P. ribeana</i>	52	5	18,0	1,4	11,0	7,0	182,0	91,0	310 (Sylven, 1958) *
<i>Archips rosana</i>	41	3	17,3	1,7	13,0	1,0	119,4	26,3	200 (Guennelon, 1966)
<i>A. podana</i>	53	4	14,8	2,8	10,7	2,0	202,0	74,2	
<i>A. xylosteana</i>	59	7							
<i>Hedya nubiferana</i>	48	3							170 (Sarrazin, 1917) *
<i>Acleris variegana</i>	64	7	20,5	0,7	16,5	0,7	39,0	1,4	
<i>Rhopobota naevana</i>	54	5							
<i>Ptycholoma lecheana</i>	39	6							
<i>Spilonota ocellana</i>	74	9					59	1,4	197 (Frost, 1927) *
<i>Adoxophyes orana</i>	35	1							

* Bovey in Balachowsky.

L'ensemble de ces résultats confirme la haute polyvalence du milieu de base « Poitout et Bues » et sa remarquable adaptabilité pour convenir à l'alimentation artificielle d'un grand nombre d'espèces de Lépidoptères phytophages.

Reçu pour publication en janvier 1979.

Remerciements

Nous remercions vivement M. D. Martouret, Maître de Recherches à la Station de Lutte Biologique de La Minière, pour les conseils dont il nous a fait bénéficier au cours de cette étude ainsi que pour la rédaction du manuscrit.

Summary

Artificial diet for some Lepidoptera noxious to apple-trees

The composition of an artificial diet is given for rearing Caterpillars of *Lepidoptera*, *Hyponomeutidae*, *Oecophoridae*, *Gelechiidae*, *Noctuidae* and *Dilobidae*, phytophagous on apple-trees.

Références bibliographiques

- BOVEY in BALACHOWSKY A. S., 1966. Entomologie Appliquée à l'Agriculture.
- GAHUKAR R. T., 1975. Nouvelles techniques adoptées pour l'élevage d'*Ostrinia nubilalis* Hubn. sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **7**, 491-498.
- GUENNELON G., 1967. L'alimentation artificielle des insectes. *Rev. Zool. agric. appl.*, (1-3), 20-28
- GUENNELON G., 1968. L'alimentation artificielle des larves de Lépidoptères phytophages. *Ann. Epiphyt.*, **19**, 539-570.
- GUENNELON G., SORIA F., 1973. Mise au point au laboratoire d'un élevage permanent de la Pyrale du riz *Chilo suppressalis* Walker (*Lepidoptera*, *Pyralidae*) sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5**, 547-558.
- POITOUT S., BUES R., 1970. Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **70**, **2**, 79-91.
- POITOUT S., BUES R., 1974. Elevage de chenilles de vingt-huit espèces de Lépidoptères *Noctuidae* et de deux espèces d'*Arctiidae* sur milieu artificiel simple. Particularités de l'élevage selon les espèces. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6**, 431-441.
- PRALAVORIO R., ARAMBOURG Y., GUENNELON G., 1973. Essai de mise au point d'un élevage permanent d'*Acrolepia assectella* Zell. *Lepidoptera Hyponomeutidae* sur milieu artificiel. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5**, 569-580.
- SENDER C., 1970. Elevage du Carpocapse des pommes sur un nouveau milieu artificiel non spécifique. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 1970, **2**, 93-95.

Chronique des livres

HEAL O. W., PERKINS D. F. — *Production ecology of british moors and montane grasslands. Ecological studies* 27, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1978, 426 p.

Les analyses de la production primaire et secondaire et de la dynamique des écosystèmes ont été les lignes directrices de la recherche écologique au cours de la dernière décade. Cet ouvrage présente la contribution de la Grande-Bretagne au Programme Biologique International sur deux types importants d'écosystèmes tempérés : landes de bruyère avec arbustes rabougris et prairies montanes. Les études ont été concentrées à Moor House au nord de l'Angleterre et à Snowdowia au nord du Pays de Galles.

Bien que l'accent soit mis sur la productivité des composants de l'écosystème, les bases physiologiques et le devenir des populations sont aussi pris en considération. Des modèles informatiques examinent les facteurs déterminant l'accumulation de la tourbe et la circulation de la nourriture dans les prairies pâturées par les moutons. Des études complémentaires sur les communautés arbustives d'Ecosse et d'Angleterre du sud montrent des variations de la production primaire suivant le site, des interactions de population et les effets du brûlage.

C'est sans doute l'analyse la plus complète des écosystèmes terrestres semi-naturels effectuée en Grande-Bretagne et la fin d'une phase décisive dans le développement de notre connaissance de la structure et du fonctionnement d'un écosystème.

CHAMP B. R., DYTE C. E. — *Rapport de l'enquête mondiale de la FAO sur les insectes des céréales entreposées et leur sensibilité aux insecticides. Collection FAO : Production végétale et protection des plantes*, n° 5, FAO, Rome, 1976, 374 p.

L'ouvrage rapporte les résultats d'une enquête mondiale sur les ravageurs des produits emmagasinés effectuée sous les auspices du Groupe de Travail de la FAO « Résistance des ravageurs aux pesticides ». Les principaux objectifs de cette enquête étaient les suivants :

- a) établir une carte montrant la distribution géographique de la résistance pour les principales espèces de ravageurs ;
- b) fournir des informations sur les niveaux de résistance et sur la résistance croisée ;
- c) mettre ces informations à la disposition des pays intéressés. Le Groupe de travail a aussi patronné, dans le cadre de son programme, la mise au point de méthodes normalisées pour mesurer la résistance des ravageurs (trois de ces méthodes concernent les insectes des céréales emmagasinées). de manière à pouvoir comparer directement les résultats constatés dans différentes régions du monde.

Les résultats de ce rapport qui révèle une situation grave, sont consignés dans les chapitres suivants :

A) Conclusions à tirer du Rapport. B) Introduction. C) Le déroulement de l'enquête. D) Les principales céréales, les principaux insectes des greniers. E) Les insecticides d'un usage courant dans les greniers. F) La résistance chez les insectes des céréales entreposées. G) La résistance chez les insectes des céréales entreposées : vue d'ensemble. H) Références.

TAMARIN R. H. — *Population Regulation. Benchmark Papers in Ecology* vol. 7. Dowden, Hutchinson, Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, 1977, 391 p.

Comme les autres ouvrages des « Benchmark series », Population regulation met à la disposition des bibliothèques des collèges, universités, organismes de recherche, une sélection des articles les plus importants publiés sur le sujet depuis le début de ce siècle. Les vingt-cinq textes choisis sont accompagnés des commentaires de l'auteur qui donne à la fin de l'ouvrage des conclusions générales. Ils se répartissent entre les chapitres suivants :

1. Paramètres de l'étude des populations.
2. L'école biotique de la régulation des populations : historique.

3. L'école abiotique de la régulation des populations : historique.
4. L'école du compromis de la régulation des populations : historique (comprenant la critique des théories).
5. Les mécanismes biotiques de la régulation des populations : prédation et compétition.
6. Analyse des facteurs-clé.
7. Théories de la self-régulation.
8. Cycles de population.

Les travaux publiés ont pour auteurs : Andrewartha, H. G., Bakker, K., Birch L. C., Burk C. J., Calhoun J. B., Chitty D., Christian J. J., Cole L. C., Davis D. E., Ehrlich P. R., Fiske W. F., Gaines M. S., Gause G. F., Gradwell G. R., Holling C. S., Horn H. S., Howard L. O., Keller B. L., Krebs C. J., Mac Arthur R. H., Milne A., Morris R. F., Myers J. H., Nicholson A. J., Orians G. H., Pimentel D., Rosenzweig M. L., Tamarin W. R., Thompson W. R., Uvarov B. P., Varley G. C. et Wynne-Edwards V. C.

Un index auteurs et un index matière terminent l'ouvrage.

Atlas des Insectes, Tome 1, *Les Coléoptères*. — Ouvrage conçu et réalisé par J. MANUEL sous la direction scientifique de R. COUTIN, Entomologiste à l'I. N. R. A., Editions Globus, 6, rue des Plâtrières, 75020 Paris. 176 p., 63 fig., 173 photos.

Réalisé pour des lecteurs non avertis du monde des Insectes, ce premier tome d'une série de quatre se propose, à partir de cent soixante-treize photographies d'adultes vivants et parfois de larves des principales familles de Coléoptères, de raconter chaque espèce citée. Le texte est donc volontairement simple ; si un terme plus compliqué est utilisé, il est expliqué, son étymologie est donnée, de même pour certains noms communs. Les photographies sont excellentes et originales ; elles rendent l'insecte présent au lecteur. Outre quelques pages d'introduction, les listes alphabétiques et un tableau d'identification de quarante-huit familles, l'ouvrage comprend quatre-vingt-une fiches perforées, reliées par des anneaux et une reliure solide. Ce système permet ainsi des classements au goût ou selon l'intérêt de chacun.

Nous avons appris que le second tome consacré aux Lépidoptères vient de paraître. Les deux suivants sont annoncés. L'un traitera des Diptères et des Hyménoptères et l'autre regroupera les Orthoptéroïdes, les Hémiptères, les Homoptères, les Névroptéroïdes et les autres Ordres. Souhaitons qu'ils demeurent à la hauteur de la qualité du premier, malgré quelques imperfections et quelques erreurs.

R. JADOT. — *Les Aphides de la Betterave*. Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 1978, 76 p.

Dans le cadre d'une collaboration entre l'Institut pour l'encouragement de la recherche scientifique dans l'industrie et l'agriculture (I. R. S. I. A.) et la Station de Phytopathologie du Centre de Recherches agronomiques de Gembloux, l'auteur a analysé en profondeur l'influence des facteurs extérieurs sur l'épidémiologie des viroses de la betterave. Parmi ces facteurs, les pucerons jouent un rôle prépondérant. L'auteur les a étudiés pendant de nombreuses années et dans l'ouvrage « Les aphides de la Betterave », il nous livre son expérience.

Cet ouvrage s'adresse aux virologues qui s'intéressent aux différents aspects des biocénoses, aux phytotechniciens désireux de mieux connaître les mécanismes qui président aux phénomènes épidémiologiques, aux phytopharmaciens intéressés à la prévision des méthodes de lutte contre les vecteurs de virus.

MUZZARELLI RICCARDO A. A. : *Chitin*. Pergamon press, New York, 1977, 310 p.

Depuis ces dernières années, la chimie des polymères a connu un grand essor en raison des applications industrielles pouvant en résulter. Une place particulière est faite à l'étude des Biopolymères : protéines, acides nucléiques et polysaccharides ont un rôle déterminant dans les organismes vivants. Parmi les polysaccharides, la chitine n'a retenu que très tardivement l'attention des chercheurs, aussi peu d'ouvrages lui sont consacrés.

Ce livre de R. MUZZARELLI constitue une mise au point très complète des connaissances acquises jusqu'à ce jour sur les propriétés de la chitine ou de ses dérivés et sur leurs éventuelles applications. La lecture en est facilitée par l'enchaînement logique des chapitres où l'on voit comment les connaissances fondamentales acquises sur la chitine ont facilité le développement des applications industrielles et médicales.

Les structures chitineuses se retrouvent dans une grande partie du règne animal et dans des champignons. Elles sont surtout abondantes chez les Arthropodes où elles forment le squelette externe. La chitine est souvent associée à des sels minéraux ou d'autres composés organiques : caroténoïdes, sucres, protéines.

De nombreux travaux ont abouti à élucider les voies de synthèse de la chitine, définissant les systèmes enzymatiques mis en jeu. Toute substance inhibant la synthèse de la chitine-polyoxines,

diflubenzuonse présente comme des pesticides potentiels-fongicides, insecticides. Inversement la dégradation de la chitine se fait par l'intervention de chitinases ; utilisées comme adjuvant dans des préparations de microorganismes pathogènes pour des insectes ou des champignons, elles en augmentent l'efficacité.

Au travers de l'étude des propriétés physico-chimiques de la chitine et des dérivés on réalise l'intérêt que ces composés présentent comme support chromatographique ; chitine et dérivés peuvent aussi bien être utilisés pour soustraction des colorants de sirops de sucre, que purifier des lectines ou des métaux. Une des applications vouée au plus grand avenir est la fabrication de colonnes d'enzymes fixées utilisables pour contrôler les réactions avec catalyse enzymatique.

L'utilisation à un niveau industriel nécessite des sources d'approvisionnement suffisantes et des procédés de purification rentables. Jusqu'à présent les crustacés (crabes, crevettes) fournissent une des sources principales de matière première ; les résidus provenant des cultures de champignons dans des fermenteurs pour la production d'acides organiques, d'enzymes ou d'antibiotiques sont également utilisés. Il s'agit dans ces deux cas d'une revalorisation de déchets provenant d'industries alimentaires ou pharmaceutiques. Un exemple d'unité de traitement industriel est présenté.

Les applications industrielles, bien qu'encore limitées, sont multiples : fabrication de papiers, de fibres textiles, de verres, de supports photographiques, de colles, etc... Compte tenu des propriétés de la chitine et de ses dérivés, les utilisations seront bientôt aussi nombreuses que celles de la cellulose.

Dans le dernier chapitre R. MUZZARELLI laisse entrevoir plusieurs applications médicales comme la réalisation de membranes à dialyse pour rein artificiel ou la préparation d'agent prévenant la formation de tumeurs.

Bien d'autres exemples sont développés tout au long des 310 pages de cet ouvrage.

L'importance de la bibliographie citée (plus de 2 000 références) en fait un ouvrage de base. La présentation originale de la bibliographie, année par année, nous permet de suivre la progression constante de l'intérêt suscité par ce biopolymère. Il est vraisemblable que cette évolution ne pourra que s'accélérer dans les années à venir.

Cet ouvrage s'adresse à un grand nombre de lecteurs, biologistes, chimistes, écologistes, industriels ou agronomes.

COMMUNIQUÉ

Enquête sur les effets indésirables des médicaments en thérapeutique vétérinaire

Tout médicament possède à côté de ses effets attendus une potentialité plus ou moins grande d'induire des réactions organiques nocives, inhabituelles ou sans rapport avec le but thérapeutique. La surveillance de ces effets indésirables est l'objet de la pharmacovigilance.

La Station de Pharmacologie-Toxicologie de l'I. N. R. A. à Toulouse (Dir. Y. Ruckebusch) veut évaluer l'importance réelle de ces effets indésirables chez les animaux de rente et de compagnie.

Elle demande aux praticiens, fabricants et laboratoires de bien vouloir faire connaître à l'adresse ci-dessous, à l'aide de la fiche d'observation ci-jointe (une par cas)* les détails des incidents ou des accidents observés après administration de médicaments ou « substances chimiques » diverses.

Prière de préciser :

- la maladie traitée,
- les facteurs d'environnement,
- les effets indésirables observés.

Les informations recueillies resteront confidentielles. Elles doivent permettre d'établir le risque potentiel d'emploi de telle ou telle forme médicamenteuse (ou association) au cours d'une affection donnée, et de préciser éventuellement quels sont les sujets les plus sensibles. Elles permettront d'améliorer les règles de pharmacothérapie.

*Pharmacologie-Toxicologie I. N. R. A.
« Pharmacovigilance » Prof. Y. Ruckebusch
180, chemin de Tournefeuille
31300 Toulouse.*

Des imprimés supplémentaires sont disponibles :

- à la Direction des Services Vétérinaires Départementaux,
- à la Maison des Vétérinaires, 10, place Léon-Blum, 75011 Paris
- et à la Station de Pharmacologie-Toxicologie de Toulouse.

Cachet d'identification
du praticien, labora-
toire, fabricant

FICHE D'OBSERVATION

EFFETS INDÉSIRABLES DES MÉDICAMENTS
A USAGE VÉTÉRAIRE

N° d'ordre
Date :

ANIMAL TRAITÉ :

Espèce..... Race :
Sexe..... Age..... Poids
Etat physiologique (1)
Gestation Lactation Croissance Entretien Ponte Vieillessement

ALIMENTATION : LOGEMENT :

ENVIRONNEMENT :

Sujet (1) : Individuel Appartenant à un groupe d'animaux
Type d'élevage (1) : Intensif Semi-intensif Extensif Fermier
Conditions météorologiques particulières éventuellement (gelées, temps chaud et orageux, vent) ..

MALADIE OBJET DU TRAITEMENT :

Diagnostic clinique :
Antécédents (le cas échéant) :

MÉDICAMENTS ADMINISTRÉS (y compris les jours précédents en soulignant les plus suspects)

Noms (de spécialité)	Voie d'adm.	Durée	Dose 24 h
.....			
.....			
.....			

Antécédents médicamenteux (le cas échéant) Nombre d'animaux traités :
Nombre d'animaux présentant des effets indési-
rables

EFFETS INDÉSIRABLES :

Délai d'apparition : Durée :
Symptomatologie clinique :
Données anatomopathologiques :
Données biochimiques :
Evolution (1) : Guérison Mort Séquelles
Traitement éventuel :

(1) Entourer la mention retenue.

Ces informations resteront confidentielles. Même incomplète, cette fiche peut être utile.

A adresser à la Station de Pharmacologie-Toxicologie, I.N.R.A. « Pharmacovigilance », 180, chemin de Tournefeuille, 31300 Toulouse.

Contents

H. L. RAYMOND. — Distribution of the Tabanidae (Diptera) of the Briançon area (upper Alps) as related to the topographic factors	1
M. CANARD, C. LIAROPOULOS, Y. LAUDÉHO. — Development of <i>Opius concolor</i> (Hym. : Braconidae) during the hypogeal phase of <i>Dacus oleae</i> (Dipt. : Trypetidae).....	13
Y. LAUDÉHO, M. CANARD, C. LIAROPOULOS. — Study on the hypogeal population of <i>Dacus oleae</i> Gmel. (Diptera, Trypetidae). I. — Fall, repartition and future of the migrating larvae	19
John A. TSITSIPIS, E. P. PAPANICOLAOU. — Pupation depth in artificially reared olive fruit flies <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae), as affected by several physical characteristics of the substrates	31
A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Influence of biotic factors on the alimentary physiology of larvae of the <i>Coccinella Semiadalia undecimnotata</i> Schn. brought together with the aphid <i>Myzus persicae</i> Sulz. I. — Effect of the prey number.	41
J. P. LYON. — Experimental releases of Chrysopids and parasites on egg-plant aphids in green-houses	51
Y. ROBERT. — Ecological researches on the aphids <i>Aulacorthum solani</i> Kltb., <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas and <i>Myzus persicae</i> Sulz. in the West of France. I. — Evolution of the spatial distribution of their populations on potato plants.	67
A. NEVEU, L. LAPCHIN, J. C. VIGNES. — The benthos of the Nivelle, a little coastal river of the Pyrénées-Atlantiques	85
Y. BOUCHERY. — Description of a collector device for the exterior intended to collect automatically the arthropod captures of a suction trap	113
R. GOUJET, R. GUILBOT. — Artificial diet for some Lepidoptera noxious to apples-trees.	119
Book reviews	125

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

À début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) discussion et conclusions ; f) titre et résumé anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) remerciements pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et al. À la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des Annales est $12,5 \times 19$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9×12 ; 4 photos : $9 \times 5,5$; 6 photos : $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. HURPIN, Département de Recherches de Zoologie, Centre national de Recherches agronomiques, 78280 Guyancourt, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 8-1979

Dépôt légal : 3^e trimestre 1979. N° d'Impression : 26338

CPPAP n° 47721

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1979	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO	
			France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n ^{os} par an ..	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n ^{os} par an ...	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIO- PHYSIQUE, 6 n ^{os} par an ⁽¹⁾	335 F	370 F	72 F	72 F

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale*, *Biochimie*, *Biophysique* doivent être adressés à :
« Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

APIDOLOGIE, 4 n^{os} par an — Abonnement : France : 80 F — Étranger sauf R. F. A. : 130 F
— Le numéro : France : 25 F — Étranger sauf R. F. A. : 40 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la Vigne. 2 ^e Symposium international sur l'amélioration de la vigne, Bordeaux, 14-18 juin 1977. 472 p., 1978.....	230,00 F
Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par le Groupe de Recherches, I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A. 192 p., 1978.....	55,00 F
Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par J. Fournet. 1652 p., 1978.....	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par H. Le Louarn et M.-C. Saint-Girons. 164 p., 1977.....	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par M. Bornand, J.-P. Legros, J. Moineau. 254 p. et une carte, 1977.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974.....	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974.....	60,00 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974.....	27,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974.....	38,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973.....	168,50 F
Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974.....	168,50 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974.....	95,50 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.....	63,50 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973.....	134,50 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S. 549 p., 1973.....	173,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Table des matières

H. L. RAYMOND. — Répartition des <i>Tabanidae</i> (Diptera) du Briançonnais (Hautes-Alpes) en fonction de facteurs topographiques.....	1
M. CANARD, C. LIAROPOULOS, Y. LAUDÉHO. — Développement d' <i>Opius concolor</i> (Hym. : Braconidae) pendant la phase hypogée de <i>Dacus oleae</i> (Dipt. : Trypetidae).....	13
Y. LAUDÉHO, M. CANARD, C. LIAROPOULOS. — Etude de la phase hypogée de la population de <i>Dacus oleae</i> Gmel. (Diptera, Trypetidae). I. — Chute, répartition et devenir des larves migrantes	19
J. A. TSITSIPIS, E. P. PAPANICOLAOU. — Pupation depth in artificially reared olive fruit flies <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae) as affected by several physical characteristics of the substrates. (Profondeur de l'enfouissement pour la pupaison de la Mouche de l'Olive <i>Dacus oleae</i> (Diptera, Tephritidae) en relation avec les caractéristiques physiques des substrats).....	31
A. FERRAN, M. M. LARROQUE. — Influence des facteurs biotiques sur la physiologie alimentaire des larves de la Coccinelle <i>Semiadalia undecimnotata</i> Sehn. mises en présence du Puceron <i>Myzus persicae</i> Sulz. I. — Action du nombre de proies.....	41
J. P. LYON. — Lâchers expérimentaux de Chrysopes et d'Hyménoptères parasites sur pucerons en serres d'aubergines.....	51
Y. ROBERT. — Recherches écologiques sur les pucerons <i>Aulacorthum solani</i> Kltb., <i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas et <i>Myzus persicae</i> Sulz. dans l'Ouest de la France. II. — Evolution spatio-temporelle de leurs populations sur la pomme de terre	67
A. NEVEU, L. LAPCHIN, J. C. VIGNES. — Le macrobenthos de la Basse Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées-Atlantiques	85
Y. BOUCHERY. — Description d'un collecteur, utilisable à l'extérieur, destiné à recueillir automatiquement les captures d'Arthropodes d'un piège à succion.....	113
R. GOUJET, R. GUILBOT. — Alimentation artificielle de plusieurs Lépidoptères ravageurs du feuillage de Pommier	119
Chronique des Livres	125

Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current Contents